



# MARINE BIOLOGICAL LABORATORY.

---

Received .....

Accession No. ....

Given by .....

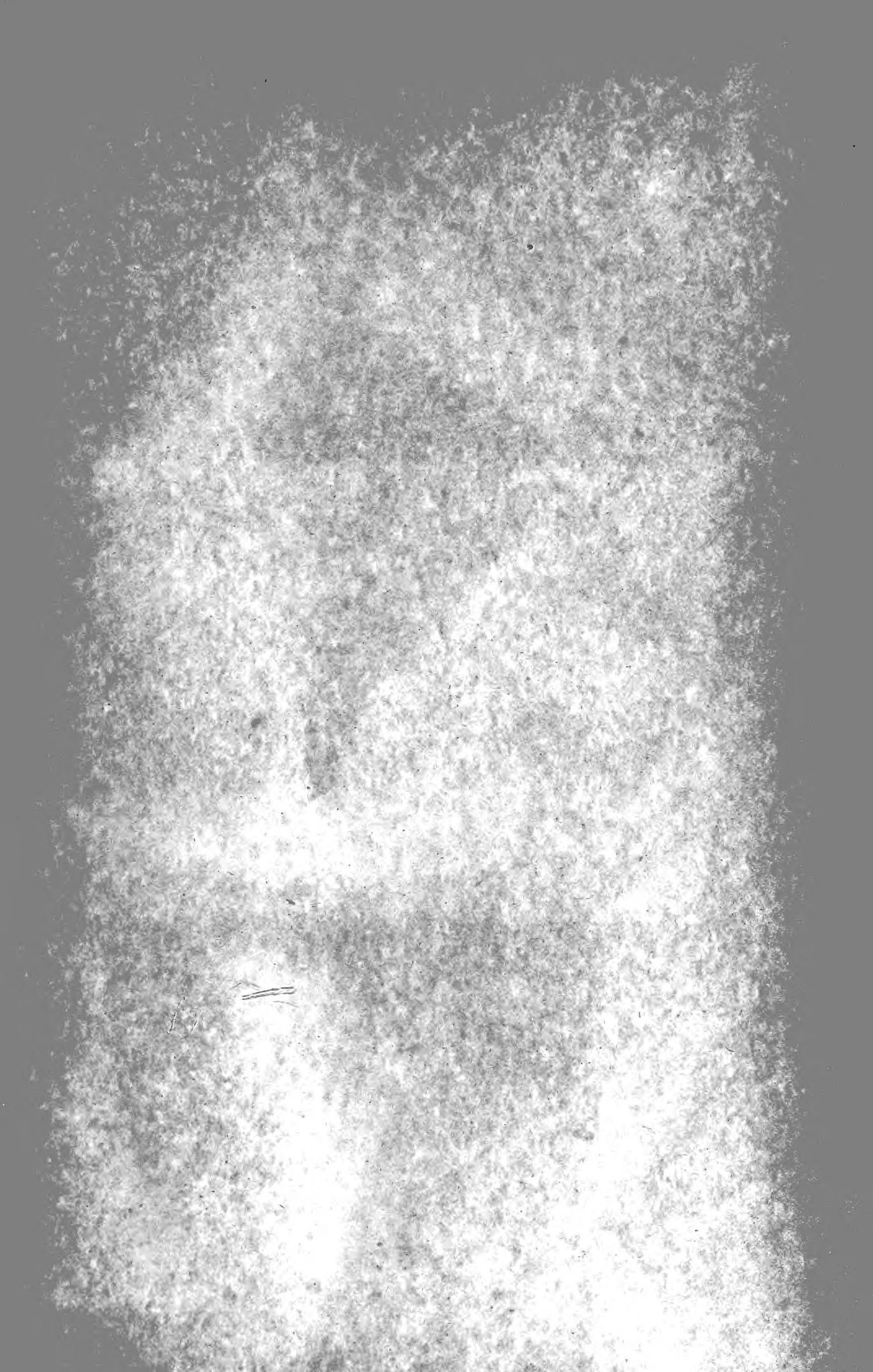
Place, .....

---

**\*\*No book or pamphlet is to be removed from the Laboratory without the permission of the Trustees.**









754 3  
ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

---

ABTHEILUNG  
FÜR  
ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER THIERE.

---

HERAUSGEGEBEN  
VON  
**PROF. DR. J. W. SPENGLER**  
IN GIESSEN.

---

SECHZEHNTER BAND.  
MIT 45 TAFELN UND 121 ABBILDUNGEN IM TEXT.



J E N A,  
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.  
1902.

---

Uebersetzungsrecht vorbehalten.

---

1603

# Inhalt.

## Heft I

(ausgegeben am 31. Januar 1902).

	Seite
BRAUER, A., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. III. Die Entwicklung der Excretionsorgane. Hierzu Tafel 1—20 und 85 Abbildungen im Text	1

## Heft II

(ausgegeben am 31. Mai 1902).

BUGGE, GEORG, Zur Kenntniss des Excretionsgefäß-Systems der Cestoden und Trematoden. Hierzu Tafel 21—24 . . . . .	177
STEMPELL, WALTER, Ueber <i>Thélohania mülleri</i> (L. Pfr.). Hierzu Tafel 25 . . . . .	235
KÖLSCH, KARL, Untersuchungen über die Zerfliessungserscheinungen der ciliaten Infusorien (nebst Bemerkungen über Protoplasma-structur, Protoplasmaabewegungen und Vitalfärbungen). Hierzu Tafel 26—28 und 5 Abbildungen im Text . . . . .	273

## Heft III

(ausgegeben am 17. Juli 1902).

RÖSSLER, PAUL, Ueber den feinern Bau der Cysticerken. Hierzu Tafel 29 u. 30 und 4 Abbildungen im Text . . . . .	423
ILLINGWORTH, J. F., The Anatomy of <i>Lucapina crenulata</i> GRAY. With plates 31—33 and 15 figures in text . . . . .	449
VOLTZENLOGEL, EMIL, Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau des Hinterendes von <i>Ascaris megalocephala</i> und <i>Ascaris lumbricoides</i> . Hierzu Tafel 34—36 . . . . .	481
BARTELS, ERNST, <i>Cysticercus fasciolaris</i> . Anatomie, Beiträge zur Entwicklung und Umwandlung in <i>Taenia crassicolis</i> . Hierzu Tafel 37—39 und 2 Abbildungen im Text . . . . .	511

## Heft IV

(ausgegeben am 10. Oktober 1902).

	Seite
ENDERLEIN, GÜNTHER, Eine einseitige Hemmungsbildung bei <i>Telega polyphemus</i> von ontogenetischem Standpunkt. Ein Beitrag zur Kenntniss der Entwicklung der Schmetterlinge. Hierzu Tafel 40—42 und 4 Abbildungen im Text . . . . .	571
BEARD, JOHN, The Germ-Cells. Part. I. <i>Raja batis</i> . With plates 43—44 and 3 figures in text . . . . .	615
BEARD, JOHN, The Determination of Sex in Animal Development. With plate 45 and 3 figures in text . . . . .	703

# Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen.

## III. Die Entwicklung der Excretionsorgane.

Von

Dr. A. Brauer (Marburg).

---

Hierzu Tafel 1—20 und 85 Textfiguren.

Der Bau der Urniere der Gymnophionen, speciell auch der Form, welche für diese Untersuchung als Object gedient hat, *Hypogeophis rostratus* CUV., ist von SPENGLER<sup>1)</sup> in seiner bekannten Abhandlung „Das Urogenitalsystem der Amphibien“ (76) in so vorzüglicher, gründlicher Weise dargestellt worden, dass ich nur in wenigen Punkten dieselbe noch ergänzen kann, und auch diese Punkte betreffen weniger seine Beobachtungen als die Deutung derselben, indem das Studium der Entwicklung zu einer andern zwingt, als er sie durch dasjenige der Anatomie gewonnen hat.

Die Urnieren von *H. rostratus* sind wie diejenigen anderer Gymnophionen im Vergleich mit denen der übrigen Amphibien ausserordentlich lang; sie erstrecken sich, der dorsalen Wand der Leibeshöhle und dem Mesenterium eng anliegend, vom Hinterende des Herzens, etwa vom 34. Segment, bis fast zum Vorderende der Kloake. Sie sind von einander getrennt durch die Aorta und Hohlvene. Die Form ist schmal, bandförmig, im vordern Abschnitt ist die Breite geringer als im hintern, doch ist der Uebergang ein allmählicher. Durch segmentale Einschnürungen, welche vorn schärfer hervortreten als in der Region der Genitalorgane, erscheinen sie in Knäuel gegliedert. Da jedes derselben mehrere Canälchen, MALPIGHI'sche Körperchen und Peritonealcanäle enthält, so ist jede Ur-

---

1) Ueber die frühern Angaben von J. MÜLLER, MAYER, RATHKE und LEYDIG vergl. SPENGLER (76).

niere dysmetamer gebaut. Nur im vordersten Theil findet sich wie bei *Ichthyophis glutinosus* und *Siphonops mexicanus* nur je ein Canälchen, ein MALPIGHI'sches Körperchen und ein Peritonealcanal in jedem Segment, allerdings ist dieser segmentale Bau in dieser Zone nicht primitiv, sondern, wie die Untersuchung zeigen wird, durch Rückbildung von secundären Urnierenabschnitten erst secundär entstanden. Die segmentale Gliederung der Urniere bei den erwachsenen Thieren hat SPENGLER schon zu dem Schluss veranlasst, dass die Dysmetamerie eine secundäre Erscheinung sei, dass ursprünglich ein streng segmentaler Bau für die ganze Urniere anzunehmen sei. Dieser Schluss wurde ihm durch die Untersuchung jüngerer Exemplare von *Siphonops sp.* und *Hypogeophis rostratus* bestätigt, indem hier in jedem Segment nur ein primärer Urnierenabschnitt vorhanden war.

Der Harnleiter beginnt jederseits am vordersten Urnierensegment und verläuft dann an der dorsalen Seite der Urniere entlang bis zur Kloake, in welche er an der dorsalen Wand einmündet.

Von der Vorniere fand SPENGLER in erwachsenen Individuen von *H. rostratus* keine Reste mehr. Bei einer Larve von 65 mm war sie noch in 2 von einander getrennten Knäueln vorhanden, welche aus durch einander geschlungenen Canälen bestanden und von denen das hintere 3, das vordere 2 offene Trichter hatte; ein 40 mm langes Exemplar zeigte die Rückbildung noch weiter vorgeschritten.

Mit dem Bau der functionirenden Vorniere der Gymnophionen hat uns zuerst SEMON (90, 91) bekannt gemacht und für dieselbe viele sehr interessante und wichtige Verhältnisse nachgewiesen. Ueberraschend ist vor allem die ausserordentlich starke und hohe Entwicklung, die in der grossen Zahl, in der Länge und in dem complicirten Bau der Canälchen und in der Anordnung der mit der Vorniere in Beziehung stehenden Gefässe zum Ausdruck kommt. Vielleicht ausser den Myxinoiden, deren functionirende Vorniere leider noch nicht genügend bekannt ist, zeigt keine andere Form unter den Cranioten eine ähnlich hoch entwickelte Vorniere wie *Ichthyophis*. Während bei *Petromyzon* die Vorniere jederseits aus 6 Canälchen, bei den Selachiern aus 3, bei den Ganoiden aus 2—3, bei den Teleosteern aus 1, bei Urodelen und Anuren aus 2—3 besteht, hat *Ichthyophis* 12—13 Vornierencanälchen, von denen die letzten allerdings rudimentär entwickelt sind. Da weiter nach SEMON die Verhältnisse so ausserordentlich klar wie bei keinem andern Cranioten liegen, so scheint auch keine andere Form, so lange nicht die Vor-

niere der Myxinoïden näher bekannt ist, so geeignet, Aufschlüsse über die phylogenetische Entstehung der Vorniere und besonders über die viel umstrittenen Beziehungen derselben zu der Urniere zu geben, wie die Gymnophionen. SEMON hat denn auch die Resultate seiner Untersuchung als Grundlage für Speculationen über den Bauplan des Excretionssystems aller Wirbelthiere verwerthet und ist hierbei im Wesentlichen zu einer vollen Bestätigung der Ansicht RÜCKERT's (88 u. 92) gekommen. Nach derselben sei die Vorniere nicht nur auf die vordere Körperregion beschränkt gewesen, sondern habe sich auch durch die ganze hintere erstreckt; später sei sie hier aber bis auf den Vornierengang rückgebildet worden, und an ihrer Stelle, in engster Beziehung zu ihr, habe sich die Urniere ausgebildet. Die Urnierencanälchen seien aufzufassen „als eine zweite vervollkommnete Generation der Vornierencanälchen, welche in dem ausführenden Theil der ersten Generation einen fertigen Excretionscanal vorfanden“.

Da ich später noch ausführlicher auf die Beobachtungen und Schlüsse SEMON's eingehen werde, so möge hier nur bemerkt werden, dass der Forscher für seine Speculationen als Grundlage nur die Befunde über den Bau der fertigen Vorniere hat, dass er von der Entwicklung derselben nichts gesehen und alles, was er hierüber, zum Theil in sehr bestimmter Form, sagt, aus dem Bau des fertigen Organs erschlossen hat. Wie meine Untersuchung zeigen wird, ist er hierbei sehr wenig glücklich gewesen. Indem er dann die Deutung, welche er sich für den Bau und die Entwicklung der Vorniere gebildet hat, auch auf die Urniere, von deren Entwicklung er etwas gesehen hat, übertragen hat, ist auch die Darstellung und Deutung dieses Excretionsorgans in wichtigen Punkten eine falsche geworden; zum Theil liegt die Ursache hierfür auch in den grossen Lücken, welche das ihm zur Verfügung stehende Material hatte.

Wenn SEMON auch eine andere Gattung der Gymnophionen als ich untersucht hat, so zeigt doch schon ein Vergleich meiner Beobachtungen mit den seinigen, dass die Entwicklung und der Bau der Excretionsorgane bei beiden Formen in keinem wesentlichen Punkte von einander abweichen, so dass ich schon auf Grund meiner Untersuchung berechtigt wäre, an der SEMON'schen Darstellung Kritik zu üben. Nun bin ich in Folge der grossen Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. SPENGLER, für welche ich ihm auch hier meinen besten Dank sage, in der Lage gewesen, einige Serien von Querschnitten durch Embryonen von *Ichthyophis glutinosus*, welche die Herren SARASIN ihm

überlassen hatten, durchzusehen; unter den 7 Embryonen waren mir besonders 3 werthvoll, weil der eine über das Gebiet zwischen Vorniere und Urnieren Auskunft gab, die andern jüngere Stadien waren als das jüngste, welches SEMON untersucht hat, und die Vorniere noch in der Entwicklung zeigten. Den Herren SARASIN sage ich für die freundliche Ueberlassung von 2 ältern Thieren meinen besten Dank.

Als Object hat mir, wie schon erwähnt wurde, fast ausschliesslich *Hypogeophis rostratus* gedient, nur die beiden Reconstructionen Fig. 150 und 151 stellen Vornieren von *H. alternans* STEJN. dar.

Auf die Beziehungen der Urnieren zu den Geschlechtsorganen gehe ich hier nicht ein; ich gedenke, sie in einem spätern Beitrag, welcher die Entwicklung dieser Organe behandeln soll, zu berücksichtigen. In Bezug auf einige andere Organe bin ich über den Rahmen der Arbeit hinausgegangen, nämlich in Bezug auf die grossen hintern Körpervenien, auf die Nebennieren und den MÜLLER'schen Gang. Da mir aber die zum Excretionssystem in Beziehung stehenden Venen auf Grund der vorliegenden Angaben nicht verständlich waren, so musste ich ihre Entwicklung ebenfalls untersuchen. Ebenso glaubte ich, den MÜLLER'schen Gang und die Nebenniere, obwohl beide mit dem Excretionssystem nichts zu thun haben, nicht unberücksichtigt lassen zu dürfen, weil für andere Amphibien die Entstehung des Ganges aus dem Vornierengang angegeben und weil auch die Nebenniere von andern Autoren, besonders von SEMON, in enge Beziehung zu der Vorniere gebracht worden ist.

Einige Resultate dieser Arbeit sind bereits von mir (1900) kurz mitgetheilt worden.

In den beiden ersten Beiträgen (97, 99) wurde bereits der Beginn der Segmentirung des Mesoderms geschildert. Dieselbe nimmt in so fern einen etwas unregelmässigen Verlauf, als das 4. Segment sich zuerst bildet, dann das 3., 2. und 1. folgt und darauf die Abschnürung von Segmenten auch in dem hintern Mesoderm eintritt und nun regelmässig von vorn nach hinten fortschreitet. Die Segmentirung ist beendet auf dem Stad. 33<sup>1)</sup>. Im Ganzen werden etwa

---

1) Die Bezeichnung der Stadien bezieht sich auf die Figuren meiner Arbeit (99), welche die verschiedenen Stadien wiedergeben. Da die Ausbildung der Organe zeitliche Variationen zeigen kann und man daher auch bei Embryonen, welche äusserlich gleich weit entwickelt erscheinen, Verschiedenheiten trifft, so habe ich für die meisten jüngern Stadien auch noch die Zahl der abgeschnürten Segmente angegeben.

110 Körpersegmente gebildet; die Zahl variirt etwas. Von ihnen fallen 6 auf den Schwanzabschnitt. Als 1. Segment rechne ich dasjenige, welches eine deutliche Urwirbelhöhle zeigt; es liegt (Fig. 157) eine Strecke, welche etwa der Breite von 2 Segmenten entspricht, hinter den Gehörgruben und hängt vorn noch mit unsegmentirtem Mesoderm zusammen. Ob in dem letztern noch Segmente anzunehmen sind, soll in einem spätern Beitrag erörtert werden.

## 1. Die Vorniere.

### A. Die Entwicklung der Vorniere.

Das Stadium, mit welchem ich die Darstellung meiner Untersuchung beginne, entspricht dem Stad. 5; das Medullarrohr ist geschlossen, die 3 primären Hirnblasen angelegt, die Chorda fertig gebildet und vom Entoderm unterwachsen und 6 Segmente vollständig abgeschnürt. Da der Embryo dem Dotter noch flach aufgelagert ist, liegen auch die Theile des Ursegments in einer Ebene und zwar senkrecht zur Medianebene des Embryos. An jedem Ursegment lässt sich eine dorsale, dem Ektoderm anliegende und eine ventrale, dem Entoderm aufliegende Wand unterscheiden, weiter am segmentirten Theil, dem Urwirbel, noch eine mediale, welche dem Medullarrohr benachbart ist, und eine vordere und hintere Wand. Die Wände sind von einander getrennt durch einen deutlichen Spalt, die Ursegmenthöhle, welcher sich im medialen Theil erweitert. Eine Abgrenzung des segmentirten Mesoderms, der Urwirbel, von dem unsegmentirten, den Seitenplatten, ist auf Querschnitten, welche das ganze Ursegment getroffen haben, nicht möglich. Zwar sind die Zellen der Wände der Urwirbel hoch, cylindrisch, die der Seitenplatten niedriger, in den ganz lateral liegenden Theilen sogar flach, aber die Abnahme der Höhe der Zellen ist eine allmähliche. Nur in den intersegmentalen Partien tritt, da hier der Zusammenhang der Urwirbel mit den Seitenplatten gelöst ist, die Grenze scharf hervor. Dieses gleichmässige Bild ändert sich indessen bald in Folge der beginnenden, von vorn nach hinten fortschreitenden Erhebung des Embryos vom Dotter und für bestimmte Segmente in Folge der Anlage der Vorniere.

Die erste deutliche Anlage eines Vornierencanälchens habe ich bei einem Embryo mit 9 Segmenten (Stad. 5) gefunden. Im 4. Segment erkennt man nahe dem hintern Rande der dorsalen Wand eine leichte, etwas lateralwärts gerichtete Erhebung (Fig. 1 *vn*<sub>1</sub>), welche

dadurch, dass die Cylinderzellen radiäre Anordnung zeigen und an dieser Stelle eine leichte Einsenkung vorhanden ist, gegen die lateralen Theile des Ursegments deutlich abgegrenzt ist. Durch Verfolgen der Serie ergibt sich, dass diese Stelle der Grenze zwischen dem Urwirbel und der Seitenplatte entspricht, dass die Vorwölbung also noch dem erstern zuzurechnen ist. Indem unter derselben auch die Urwirbelhöhle sich etwas erweitert, gewinnt dieser laterale Theil des Urwirbels gegenüber dem medialen und der Seitenplatte eine, wenn auch jetzt noch geringe, Selbständigkeit; die ventrale Wand zeigt sich noch unverändert. Die beschriebene Erhebung ist die Anlage des 1. Vornierenanälchens. Eine ganz ähnliche findet sich an entsprechender Stelle im 5. Segment, sie ist die Anlage des 2. Vornierenanälchens.

In den vorhergehenden 3 Segmenten habe ich bei keinem Embryo irgend ein sicheres Anzeichen für die Anlage eines Canälchens gesehen, vielleicht aber erfolgt hier auch, wenn auch nur für kurze Zeit, eine Abgrenzung desjenigen Theils des Urwirbels, aus dessen Wand die Anlagen der Canälchen in den hintern Segmenten hervorgehen, doch komme ich später hierauf zurück.

Die ersten beiden Anlagen müssen gleichzeitig oder fast gleichzeitig entstehen, denn bei Embryonen mit 6 und 8 Segmenten habe ich noch keine Spur von Anlagen gefunden und bei ältern, mit 9 und 10 Segmenten, entweder auch noch keine oder schon die beiden erwähnten. Auch die dritte Anlage folgt bald nach, ich fand sie bei Embryonen mit 12—15 Segmenten; sie erscheint in ganz derselben Weise wie die ersten beiden. Wie schon Fig. 1 schliessen lässt, entstehen die Canälchen nicht als solide Wucherungen, sondern als Divertikel, welche entweder deutlich einen Spalt zwischen ihren Wänden erkennen lassen, der mit der Urwirbelhöhle in Verbindung steht, oder durch die regelmässige Anordnung der Zellen, auch wenn die Anlage völlig solide erscheint, sich als solche erweisen. Die Anlagen wachsen bald unter leichtem Bogen gegen das Ektoderm und etwas lateralwärts nach hinten aus, ungefähr in der Linie, welche mit den Grenzen zwischen dem segmentirten und unsegmentirten Mesoderm zusammenfällt. Die Fig. 149 (Taf. 10) giebt eine Reconstruction der Vorniere eines Embryos mit 15 Segmenten wieder<sup>1)</sup>.

1) Alle Figuren der Taff. 10—20 stellen genaue Reconstructions aus Serien von Querschnitten oder Längsschnitten dar. Die aus Querschnitten gewonnenen geben in Bezug auf Länge und Breite, nicht in Bezug auf die Höhe, die Verhältnisse correct wieder, die Reconstructions

Es sind 3 Canälchen gebildet, welche dem 4., 5. und 6. Segment angehören, während die 3 ersten Segmente keine entwickelt haben. Wie die Figur zeigt, sind die Canälchen bereits eine Strecke caudalwärts vorgewachsen, das 2., welches überhaupt etwas in der Entwicklung dem 1. vorauseilt, weiter als das 1.; denn das distale Ende des 1. hat das 2. erst am Anfang erreicht, das des 2. dagegen schon fast das Ende des 3. Canälchens. In Fig. 8 und 9 habe ich die beiden Querschnitte, welche diese Stellen zeigen, wiedergegeben. Der eine Schnitt (Fig. 8) hat das 2. Vornierencanälchen ( $vn_2$ ) am Ursprung getroffen; als eine schwache Vorwölbung des lateralen Theils der dorsalen Urwirbelwand tritt es im Bilde in ähnlicher Weise wie die Anlage des 1. Canälchens in Fig. 1 hervor; der Kuppe liegt das Ende des 1. Canälchens ( $vn_1$ ) nahe an. Der zweite Schnitt (Fig. 9) zeigt das Ende des 2. ( $vn_2$ ) und des 3. Canälchens ( $vn_3$ ) etwas vor seinem Ende; da dasselbe etwas schräg getroffen ist, erscheint es breiter, als es in Wirklichkeit ist. Man sieht, dass die Canälchen sich eng berühren, aber noch nicht mit einander vereinigt sind. Ebenso lassen die Figuren erkennen, dass die Canälchen dem Ektoderm sich sehr genähert haben; manchmal findet man sie auch in enger Berührung mit demselben. Da aber die Zellen der beiden Theile niemals engere Beziehungen zu einander zeigen, die Grenze zwischen ihnen vielmehr stets eine scharfe ist, und da auch im Ektoderm an diesen Stellen keine Verdickung angetroffen wird, welche als Wucherung aufgefasst werden könnte, so ist eine Beteiligung desselben an der Bildung der Canälchen mit voller Sicherheit auszuschliessen.

Die 3 ersten Canälchen bleiben aber nur kurze Zeit getrennt. Wenn die Anlage des 4. im 7. Segment erscheint, sind die distalen Enden der ersten 3 bereits mit einander verschmolzen, wie Fig. 150<sup>1)</sup>

---

aus Längsschnitten sind in Bezug auf die Höhe und Länge genau, nicht in Bezug auf die Breite. Nur in den Figg. 195, 196 (Taf. 17 u. 18) habe ich, um dieselben übersichtlicher zu machen, den Vornierengang, und in den Figg. 201—206 die unpaare Darmdottervene etwas seitlich verlegt.

1) Fig. 150 und 151 sind Reconstructions der Vorniere von *H. alternans*, nicht von *H. rostratus*, weil mir diese Stadien von letzterer Art fehlen. Ein Vergleich der Figuren mit Fig. 152, welche die Vorniere von *H. rostratus* wiedergibt, lehrt, dass die Lücke keine grosse ist. Der Embryo der Fig. 150 hatte nur 12 Segmente, 3 weniger als der Embryo Fig. 149, und man könnte daraus schliessen, dass die Anlage der Vorniere bei *H. alternans* auf einem frühern Stadium er-

(Taf. 10) zeigt. Die Zellen des gemeinsamen Ganges weisen zwar schon eine radiäre Anordnung auf, doch ist ein Lumen in demselben noch nicht vorhanden. Ist der Gang gebildet, so erfolgt sein Auswachsen nach hinten sehr rasch. Auf dem Stadium der Fig. 150 hat er das 8. Segment erreicht, bei einem Embryo mit 16 Segmenten (Fig. 151) trifft man die Spitze bereits auf der Höhe des 12. Segments, bei einem mit 20 Segmenten (Fig. 152) auf der Höhe des letzten, bei einem mit 27 Segmenten ist er über die Grenze des letzten Segments hinausgewachsen, kurz, er hält nicht Schritt mit der Abschnürung der Segmente, sondern eilt derselben voraus. Während er Anfangs zwischen dem Ektoderm und der dorsalen Wand der Ursegmente, meist auf oder nahe der Grenzlinie zwischen den Urwirbeln und Seitenplatten liegt, findet sich das Ende bald zwischen dem Ektoderm und der ungegliederten Mesodermmasse. Auf dem Stadium 16 mit 45 Segmenten und 8 Vornierencanälchen (Fig. 156, Taf. 11) liegt die Spitze bereits kurz vor der Kloaken-grube hinter dem noch ventralwärts offenen Canalis neurentericus. Nach dem Verschluss des letztern bricht der Gang aber erst, sich etwas medianwärts wendend, in die Kloake durch; ich habe dies zuerst auf dem Stad. 20 mit 66 Segmenten getroffen. Da auf diesem Stadium die definitive Zahl der Segmente noch nicht abgeschnürt ist, so muss der Gang von jetzt an mit dem Längenwachsthum des Embryos Schritt halten.

Wie ich im zweiten Beitrag (99, p. 503) angegeben habe, lässt sich das Auswachsen des Ganges auch im Oberflächenbild sehr gut verfolgen; ebenso sind die 4 ersten Canälchen als Aussackungen der dorsalen Wand der Urwirbel am hintern Rande erkennbar.

Ebenso wenig wie an der Bildung der Canälchen ist das Ektoderm an der Bildung des Vornierengangs betheiligt; und auch mit dem Mesoderm tritt das auswachsende Ende in keine Beziehung. Es liegt stets von beiden Schichten getrennt. Dasselbe wird gebildet von 1 oder von 2 Zellen, welche meist Fortsätze zeigen,

---

folge als bei *H. rostratus*. Indessen derartige Variationen kommen auch bei letzterer Form vor, und der Embryo Fig. 151 mit 16 Segmenten fügt sich auch wieder in die Reihe der Stadien von *H. rostratus* ein. Da die Anlage der Vorniere bei beiden Formen ausser dem durch die verschiedene Körpergrösse bedingten keine wesentlichen Unterschiede zeigt, so habe ich keine Bedenken getragen, diese Stadien der Darstellung einzufügen.

(Fig. 6 u. 7). Wie aus den Figg. 5 und 6, welche den vordersten und den hintern Abschnitt des Ganges zeigen, ersichtlich ist, ist in ersterm ein, wenn auch kleines, Lumen bereits vorhanden, im hintern tritt es zwar weniger hervor, aber die Zellen zeigen auch hier eine regelmässige Anordnung; sie nehmen von vorn nach hinten allmählich an Höhe ab. Ob man das vorderste Stück, welches aus der Vereinigung der 3 ersten Canälchen entsteht, von dem hintern, welches durch selbständiges Auswachsen sich bildet, verschieden beurtheilen und bezeichnen kann, soll später erörtert werden. Da bald das erstere sich von dem letztern nicht im Bau unterscheidet und auch die Einmündungsstellen der 3 ersten Canälchen meist scharf zu bestimmen sind, so rechne ich auch das vorderste Stück zum Vornierengang; derselbe beginnt also am Ende des 1. Canälchens und reicht bis zu der Einmündung in die Kloake.

Kehren wir nunmehr zur weitem Ausbildung der Vornierencanälchen zurück. Wir hatten dieselbe verfolgt bis zu dem Stadium, auf welchem die 3 ersten angelegt sind und durch Verschmelzung ihrer caudalen Enden den Vornierengang gebildet hatten. Abgesehen davon, dass die spätern Canälchen an der Bildung des Ganges nicht betheiligt sind, sondern gegen den fertigen Gang sich wenden und dann mit ihm verschmelzen, meist ohne vorher wie die ersten 3 eine Strecke nach hinten zu wachsen, bietet die Anlage derselben im Wesentlichen keine andern Verschiedenheiten als solche, welche durch die mit der Aufrichtung der Ursegmente verbundene Verlagerung ihres Entstehungsortes bedingt sind. Bei einem Embryo mit 20 Segmenten (Fig. 152, Taf. 10) ist das 4. Canälchen bereits in Verbindung mit dem Gang, bei einem andern mit 27 Segmenten (Fig. 153) finden wir 6, bei einem mit 29 Segmenten (Fig. 154) 7 in Verbindung mit dem Gang, das 8. als schwache Anlage (in der Figur nicht angegeben). Bei einem Embryo mit 38 Segmenten (Fig. 155, Taf. 11, Stad. 16) ist das 8. bereits so deutlich, dass es auch in der Reconstruction eingezeichnet werden konnte, das 9. ist angelegt, und auf einem Stadium mit 45 Segmenten (Fig. 156) hat sich das 8. in den Gang geöffnet, und es sind noch 2 weitere Anlagen vorhanden. Es können dann noch 2 weitere, also im Ganzen 12 auftreten. Aus diesen Angaben geht hervor, dass bis zur Bildung des 8. Canälchens dieselben ziemlich gleichmässig rasch hinter einander erscheinen, die spätern aber langsamer sich bilden.

Ich will hier nicht die Zählungen, welche ich bei allen Em-

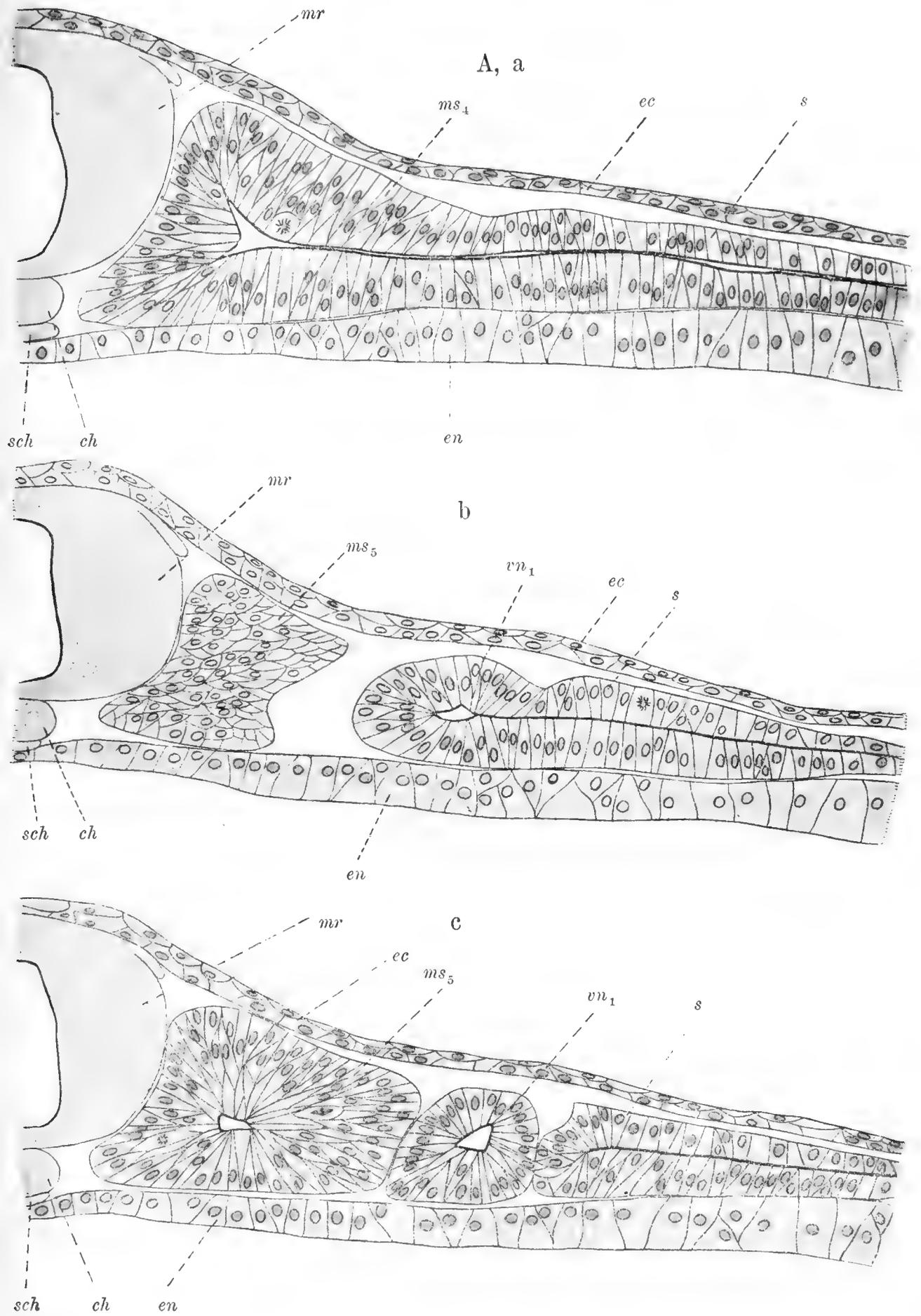
bryonen, die ich geschnitten habe, vorgenommen habe<sup>1)</sup>, im Einzelnen vorführen, sondern kurz nur das Resultat derselben mittheilen. In keinem Falle habe ich weniger als 8 Anlagen von Canälchen getroffen, und ausser 4 Fällen waren auch alle vollständig ausgebildet und functionirten; nur in den 4 Fällen war das 8., und dann nur auf einer Seite, nicht in Verbindung mit dem Gang, es war also rudimentär ausgebildet. Gewöhnlich war aber auch noch ein 9. und 10. Canälchen in verschieden starker Ausbildung vorhanden, und zwar war das 9. häufiger mit dem Gang vereinigt und functionirte, als es nicht der Fall war, während das 10. gerade das umgekehrte Verhältniss zeigte. In vereinzelt Fällen habe ich auch noch rudimentäre Anlagen eines 11. und 12. Canälchens gefunden, häufig aber nur auf der einen Seite des Embryos. Die Art der Ausbildung der rudimentären Canälchen werde ich später genauer schildern, nachdem der Bau der typisch entwickelten beschrieben ist.

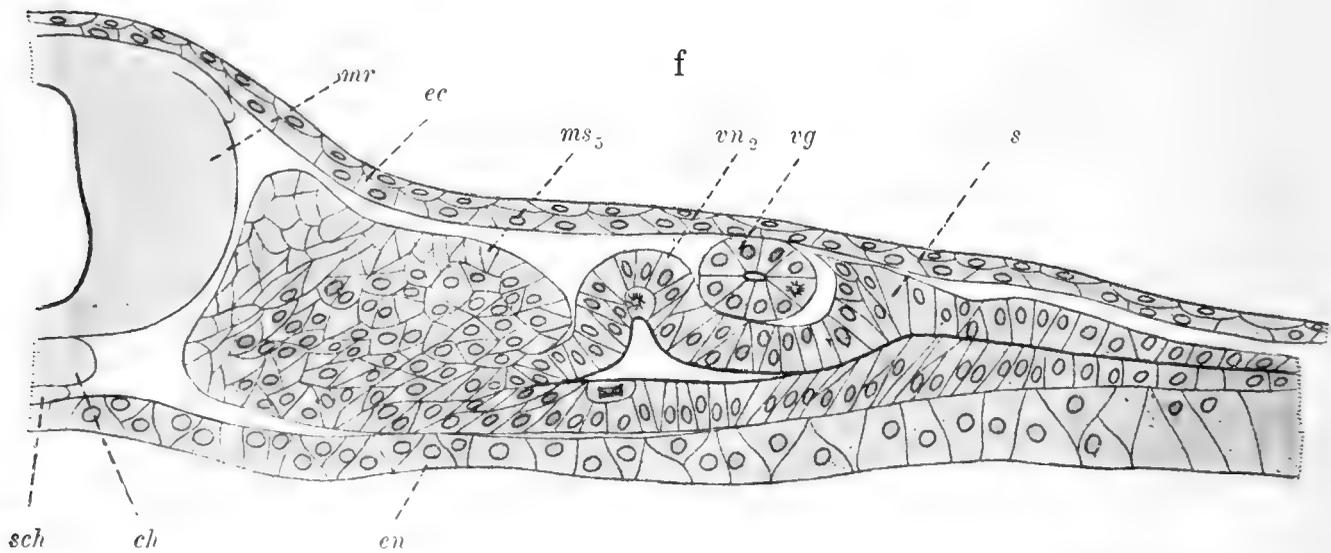
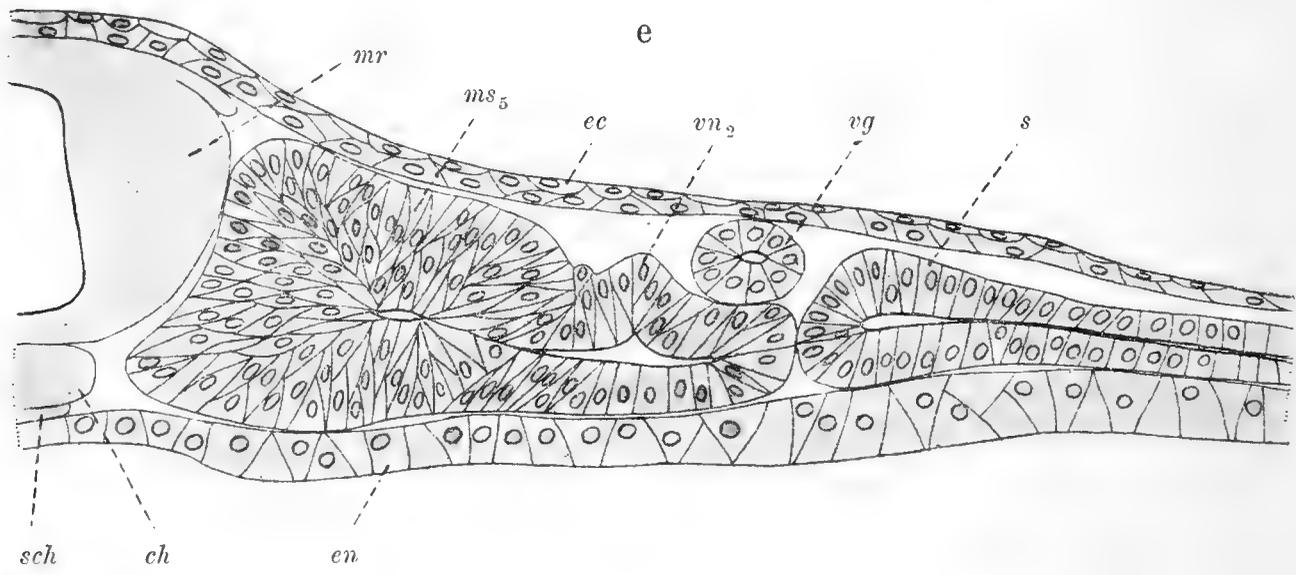
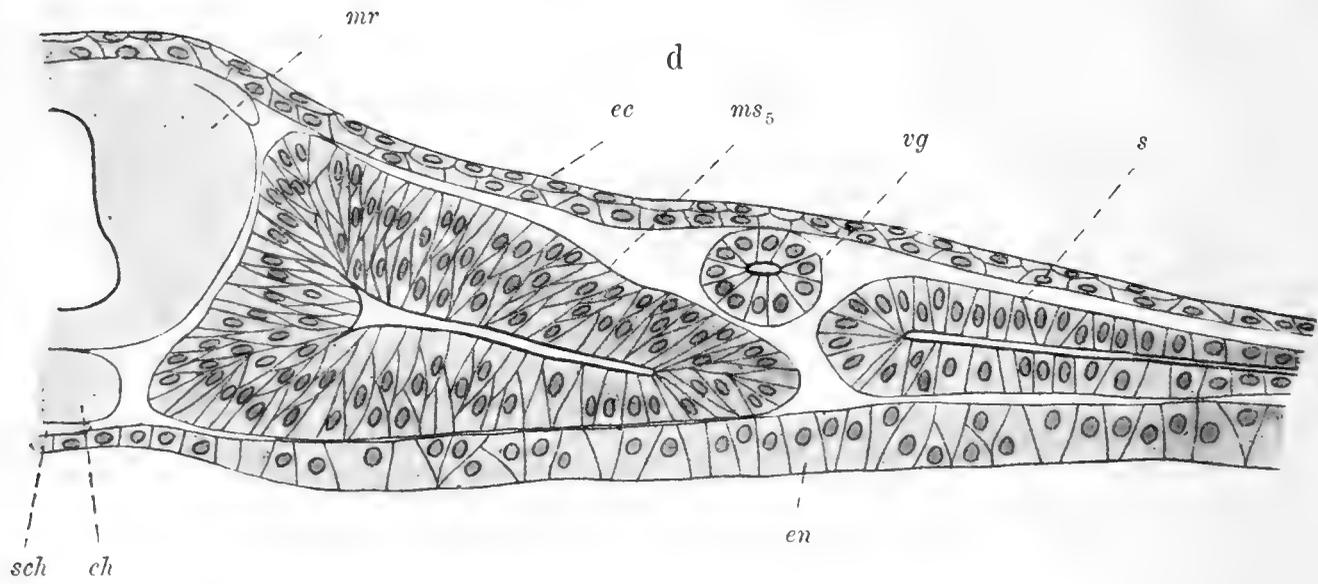
Man kann also für *H. rostratus* angeben, dass 12 Vornieren-canälchen angelegt werden können, dass gewöhnlich aber nur 9 ganz ausgebildet werden und functioniren.

Nachdem ich eine Uebersicht über die erste Anlage, die Zahl und das zeitliche Auftreten der Canälchen sowie über die Bildung des Vornierengangs gegeben habe, kann ich dazu übergehen, im Einzelnen die Entwicklung der Vorniere darzulegen. Da die Entscheidung der Frage, aus welchen Theilen der Ursegmente sich die Canälchen, Kammern und Trichter bilden, für die ganze Auffassung der Vorniere, besonders ihrer Beziehungen zu der Urnieren von grosser Bedeutung ist, so will ich hierauf vor allem ausführlich eingehen und hoffe die Frage an der Hand der Figuren einwandfrei lösen zu können. Zu diesem Zweck scheint mir der beste Weg zu sein, einige Serien zu verfolgen, aus denen ich eine Anzahl von Schnitten in den beistehenden Textfiguren wiedergegeben habe; dieselben sind durch einige genauer ausgeführte Figuren ergänzt, doch möge hervorgehoben werden, dass auch alle Textfiguren mit Hülfe des Zeichenapparats entworfen sind.

Der Embryo der Fig. A, mit dessen Darstellung ich beginne, ist etwas jünger als derjenige, dessen Vorniere die Reconstruction Fig. 153 giebt, denn er hat 22 Segmente und nur 5 Vornieren-

1) Selbstverständlich kommen hier nur Stadien in Betracht, auf welchen die Entwicklung der Vorniere sicher abgeschlossen ist.





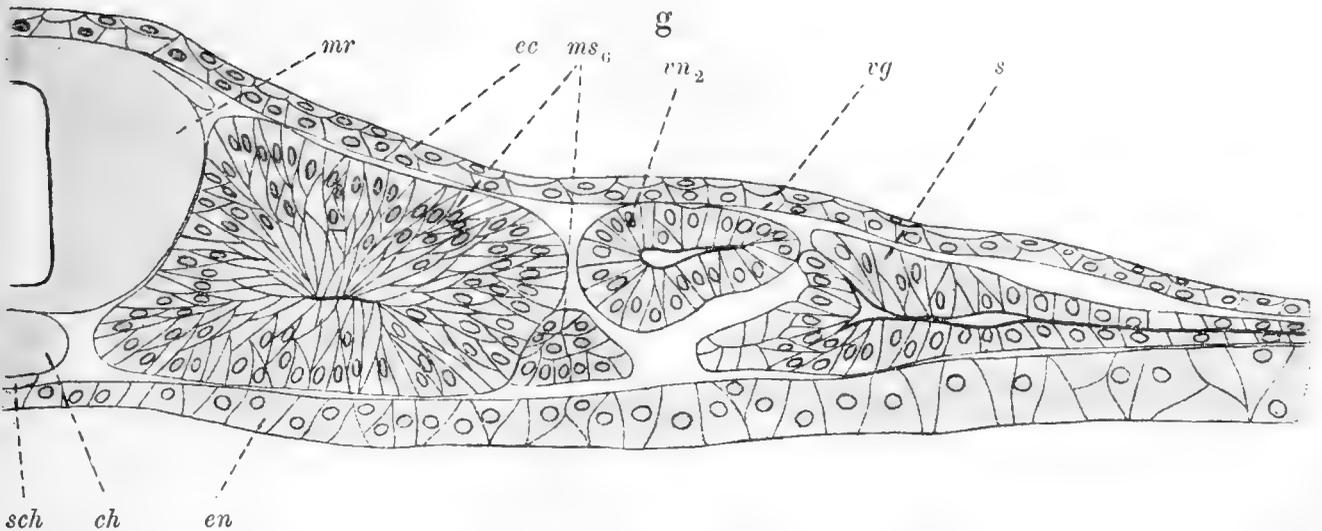


Fig. A, a—g. Querschnitte aus einer Serie durch einen Embryo mit 22 Segmenten (Stad. 11). 192 : 1.

canälchen, er entspricht dem Stad. 11. Er beginnt sich im vordern Abschnitt vom Dotter zu erheben und abzuschnüren, der Vorderdarm krümmt sich zum Rohr ein, und die vordersten Ursegmente werden aus ihrer horizontalen Lage, besonders in ihren medialen Theilen, aufgerichtet. Das 4. und die folgenden sind aber, wie Fig. A erkennen lässt, noch wenig an dieser Bewegung betheilig, nur wird ihre Lage zur Medianebene des Embryos eine etwas andere, indem sie ein wenig schief nach hinten gerichtet werden. Daher können genaue Querschnitte nicht mehr die medialen und lateralen Theile zugleich auf der Höhe ihrer grössten Entfaltung treffen. Wie Fig. A, a, welche einen Schnitt durch die Mitte des 4. Segments wiedergibt, lehrt, ist der Uebergang des segmentirten in den unsegmentirten Abschnitt auch jetzt noch ein allmählicher; die kleine Erhöhung der dorsalen Wand etwa in der Mitte des Bildes könnte mit der Anlage eines Canälchens oder mit der Grenze zwischen beiden Abschnitten in Verbindung gebracht werden, doch trifft beides, wie ein Verfolgen der Serie zeigt, nicht zu, sie ist eine zufällige Bildung. Im 4. Segment ist ebenso wie in den vorhergehenden dadurch die Bestimmung der Grenze noch schwieriger gemacht, dass die Peritonealverbindung, also die Verbindung der Urwirbel mit der Leibeshöhle, ausserordentlich breit, wenn auch niedrig ist (vergl. Taf. 10, Fig. 149,  $ptv_{1-4}$  und Fig. 153  $ptv_4$ ), während in den folgenden Segmenten dieselbe eine viel engere ist und noch enger wird.

Verfolgen wir das 4. Segment vom Schnitt Fig. A, a caudalwärts, so löst sich der mediale Theile des Urwirbels bald vom

übrigen ab und verschwindet etwas weiter in der Serie im Bilde ganz, dagegen bleibt der laterale Theil noch erhalten und zuerst auch noch in Verbindung mit der Leibeshöhle; beides ist aus der schrägen Lage des Ursegments und der breiten Peritonealverbindung, die fast bis zum hintern Rande des Urwirbels reicht, erklärlich. Aber dabei bleibt dieser laterale Abschnitt des Urwirbels nicht unverändert. Die dorsale Wand (Fig. A, b) wölbt sich nach aussen etwas vor, und die Urwirbelhöhle, welche in den vorhergehenden Schnitten spaltförmig ist, erweitert sich, und an der lateralen Seite der Vorwölbung tritt eine Furche auf, welche die Stelle anzeigt, an welcher Urwirbel und Seitenplatten an einander grenzen. Im Schnitt Fig. A, c tritt die Erhebung deutlicher hervor, und weiter hat sich dieser Abschnitt von der Seitenplatte gesondert. Ein Vergleich mit der gegebenen Darstellung von der Anlage des 1. Vornierenanälchens lehrt, dass dieses Divertikel dieselbe Bedeutung hat; wie dort entsteht es in dem hintern Abschnitt der dorsalen Wand des Urwirbels und zwar des lateralen Theils desselben. Die weitere Verfolgung der Serie bestätigt diese Deutung. Das Divertikel schliesst sich zum Canal ab (Fig. A, d) und rückt dabei langsam dorsalwärts, dem Ektoderm sich anlagernd, von diesem aber scharf getrennt bleibend.

In Folge der schrägen Lage der Ursegmente zur Medianebene des Embryos muss der 5. Urwirbel in seinem medialen Abschnitt früher erscheinen als der laterale; schon der Schnitt Fig. A, b hat die vordere Wand desselben getroffen, in Fig. A, c tritt die Urwirbelhöhle bereits auf, in Fig. A, d ist auch der laterale Abschnitt sichtbar geworden in Continuität mit dem medialen; in Fig. A, e und f tritt eine Trennung der beiden wieder ein, und auf dem letztern Schnitt ist bereits die hintere Wand des medialen Abschnitts getroffen, dagegen nähert sich der laterale der Seitenplatte und vereinigt sich dann mit ihr, aber nur für eine kurze Strecke, da die Peritonealverbindung des 5. Ursegments bereits sehr verengert ist. Einige Schnitte weiter caudalwärts lösen sich beide wieder von einander, und in Fig. A, g ist der laterale Abschnitt des Urwirbels ganz verschwunden; das kleine Stück ( $ms_6$ ), welches dem Entoderm und dem bereits angeschnittenen medialen Abschnitt des 6. Urwirbels ( $ms_6$ ) anliegt, gehört der vordern Wand des lateralen Abschnitts des letztern an. Aus dem Vorhergehenden geht klar hervor, dass der laterale Abschnitt ebenfalls segmentirt ist, d. h. als ein Theil des Urwirbels, nicht der Seitenplatte betrachtet werden

muss. Wie Fig. A, e, f, g weiter zeigen, bildet die dorsale Wand des 5. Urwirbels ebenfalls ein Divertikel, das 2. Vornierencanälchen; es wendet sich etwas rascher als das 1. dorsalwärts und dann etwas lateralwärts, um in den Vornierengang einzumünden.

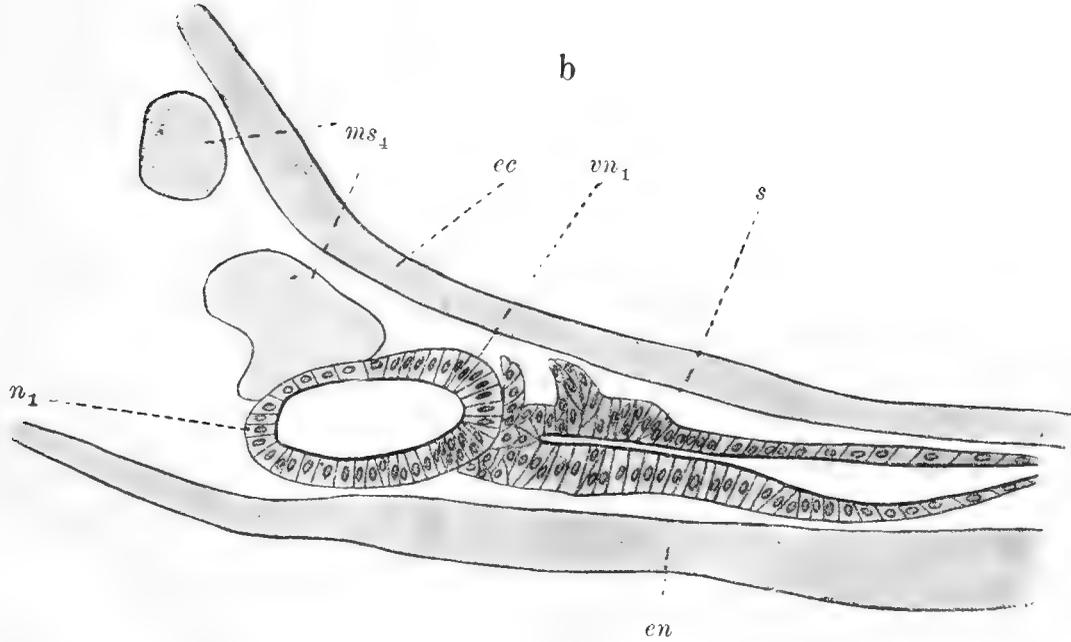
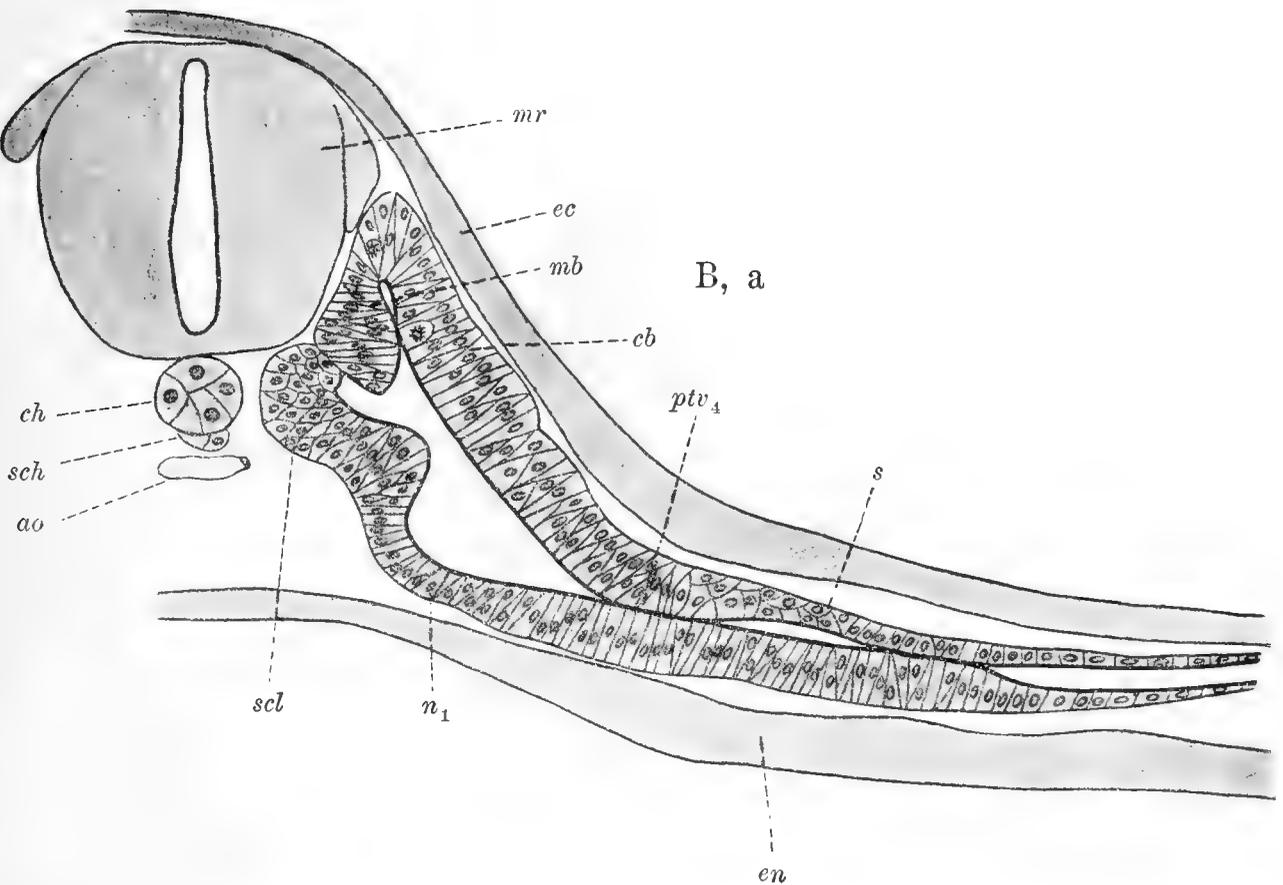
Eine Ergänzung zu der betrachteten Serie geben die 3 Querschnitte Fig. 2—4, welche einer Schnittserie durch denselben Embryo, dessen Vorniere die Reconstruction Fig. 152 wiedergibt, entnommen sind, und der Längsschnitt Fig. 5. Obwohl der erste Embryo nur 20 Segmente, der zweite (Fig. 5) nur 18 Segmente und beide nur 4 Vornierencanälchen haben, also jünger sind als der Embryo Fig. A, so bespreche ich die Figuren doch jetzt erst, weil ich glaube, dass sie nach der Uebersicht über den Bau eines Ursegments auf diesen Stadien leichter verständlich sind.

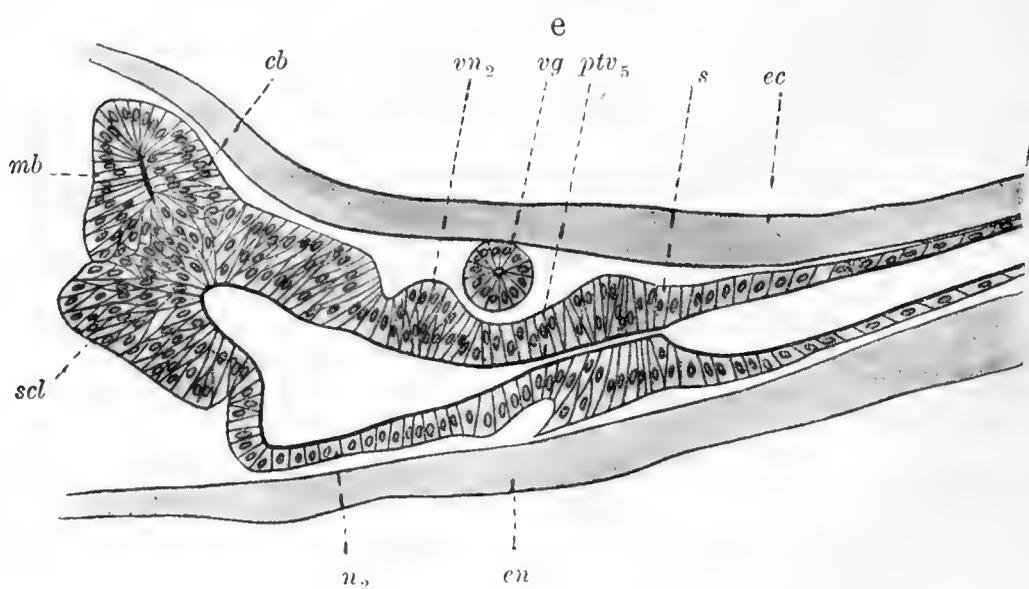
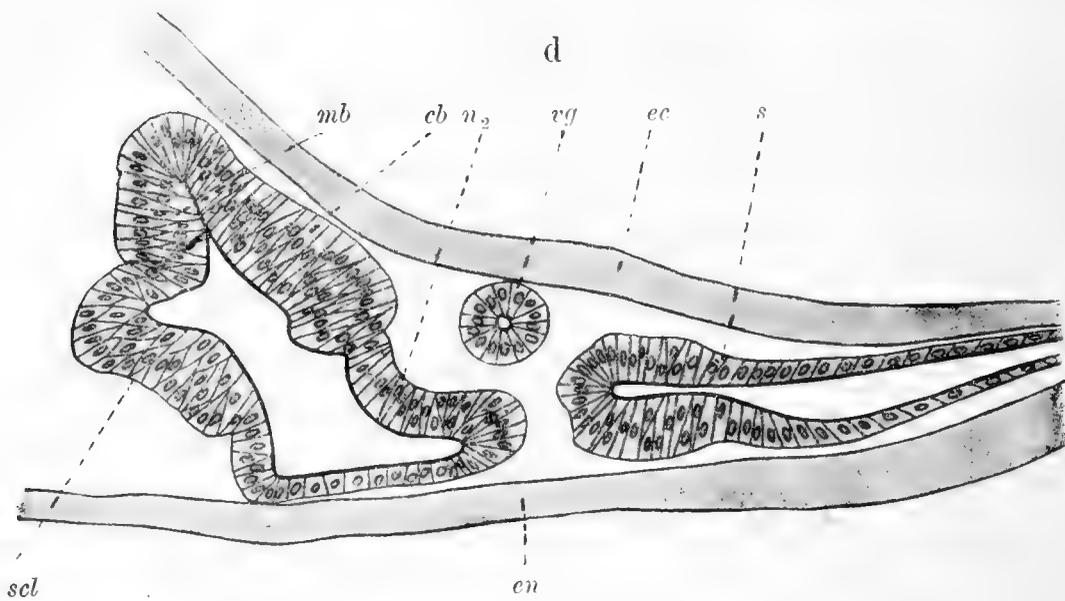
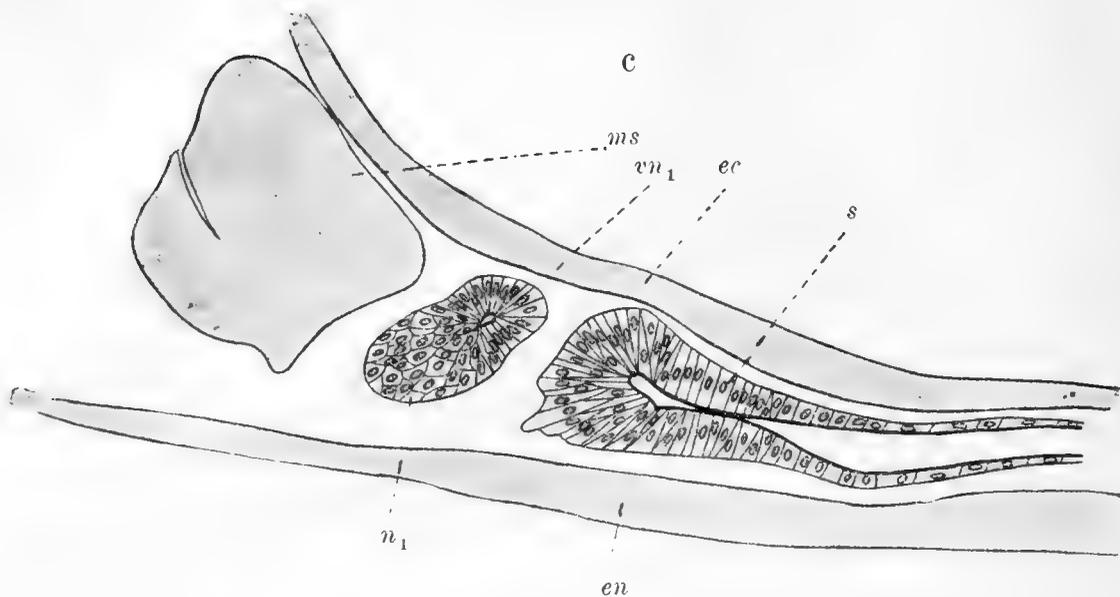
Zunächst muss ich auf eine Veränderung der Lage des 1. Vornierencanälchens, welche eine falsche Ansicht über den Entstehungsort des 1. Canälchens hervorrufen könnte, aufmerksam machen. An der Anlage des 1. Canälchens ist, wie beschrieben wurde, die dorsale Wand allein beteiligt, und dasselbe wächst dann in einem leichten dorsal- und etwas lateralwärts gerichteten Bogen caudalwärts aus. So tritt es auch deutlich in Fig. 2 ( $vn_1$ ) hervor; es gleicht ganz der Anlage des 2. In manchen Fällen schon kurz nach der Vereinigung mit dem 2. zum Gang, in andern etwas später, wird die dorsale Krümmung geringer, indem das Canälchen vom Ursprungsort fast gerade nach hinten sich wendet und so etwas später als das 2. Canälchen die Lage am Ektoderm erreicht. Dies tritt sehr klar auf einem Längsschnitt hervor. Fig. 5 hat die lateralen Abschnitte des 4.—6. Urwirbels getroffen, weiter die ersten 2 Canälchen und den Gang, das 3. ist nur angeschnitten. Während das 2. die dorsale Krümmung klar zeigt, fehlt sie dem 1., dadurch erscheint dieses als ein Divertikel, an welchem nicht nur die dorsale, sondern auch die hintere Wand des Urwirbels beteiligt ist. Eine ähnliche Ansicht könnte auch aus den Reconstructionen Fig. 149 ff gewonnen werden, doch ist für diese zu bemerken, dass in ihnen die dorsale Krümmung nicht zum Ausdruck kommen kann. Weiter bestätigt der Längsschnitt die Richtigkeit der Resultate, welche aus den Querschnitten gewonnen wurden, dass die Canälchen vom hintern Theil der dorsalen Wand ihren Ursprung nehmen und dass diese lateralen Abschnitte segmentirt sind.

Eine gute Uebersicht über die mit der Anlage der Vorniere eintretende weitere Sonderung der Ursegmente geben die Schnitte

Fig. 3 und 4. Der erstere hat alle Abschnitte des 5. Segments in Verbindung getroffen, und Fig. 4 zeigt dieselben von einander getrennt; von dem medialen und lateralen Theil des Urwirbels ist die hintere Wand angeschnitten. Das 4.—7. Ursegment besteht jetzt also aus dem Urwirbel und der Seitenplatte, weiter ist der Urwirbel wieder gesondert in einen medialen Theil, welcher dem künftigen Sclero-Myotom entspricht, und in einen lateralen Theil, aus dessen dorsaler Wand die Canälchen entstehen und welcher bald, wie sich zeigen wird, gegenüber dem medialen Theil und der Seitenplatte zu einem selbständigen Abschnitt sich gestaltet, dem künftigen „Nephrotom“ (RÜCKERT. 88). Fig. 3 zeigt noch die Anlagerung des 2. Canälchens an den Vornierengang und Fig. 4 die Vereinigung der beiden.

Die nächste Serie, von welcher ein Abschnitt an der Hand der Fig. B, a—h verfolgt werden soll, ist durch einen Embryo geführt, welcher dem Stad. 12 entspricht, 29 Segmente und, wie die Reconstruction Fig. 154 zeigt, 7 Canälchen besitzt, welche mit dem Gang bereits verbunden sind, und die Anlage eines 8. Die Aufrichtung der Urwirbel und ihre Differenzirung zeigt weitere Fortschritte. In den ersten beiden Segmenten sind dieselben bereits ganz aus der frühern horizontalen in eine verticale Lage übergegangen, die spätern Segmente zeigen, je weiter nach hinten sie liegen, den Process um so weniger weit fortgeschritten, wie ein Vergleich der Querschnitte durch das 4. (Fig. B, a), durch das 5. (Fig. B, d u. e) und durch das 9. (Fig. B, h) lehrt. Diese Aenderung der Lage bedingt eine andere Bezeichnung der Wände der Ursegmente, zwar nicht der Seitenplatte, deren Wände noch wie früher als dorsale und ventrale unterschieden werden können, für welche ich von jetzt an die gebräuchlichen Namen „somatisches“ und „splanchnisches Blatt“ anwenden werde, wohl aber für die Urwirbel. Für „dorsale“ Wand ist jetzt „laterale“, für „ventrale“ jetzt „mediale“ zu setzen, weiter ist der früher „mediale“ Abschnitt jetzt der dorsale geworden, und der früher „laterale“ wird, indem er sich mehr und mehr unter den letztern schiebt, der „ventrale“. Da endlich, wie die Figuren zeigen, im dorsalen Teil eine weitere Differenzirung begonnen hat, so können jetzt auch für seine laterale Wand die Bezeichnung „Cutisblatt“, für seine mediale, welche wieder in einen obern und untern Abschnitt gesondert wird, die Bezeichnungen „Muskelblatt“ und „Scleralblatt“ eingeführt werden, oder auch für den das Cutis- und Muskelblatt enthaltenden Theil





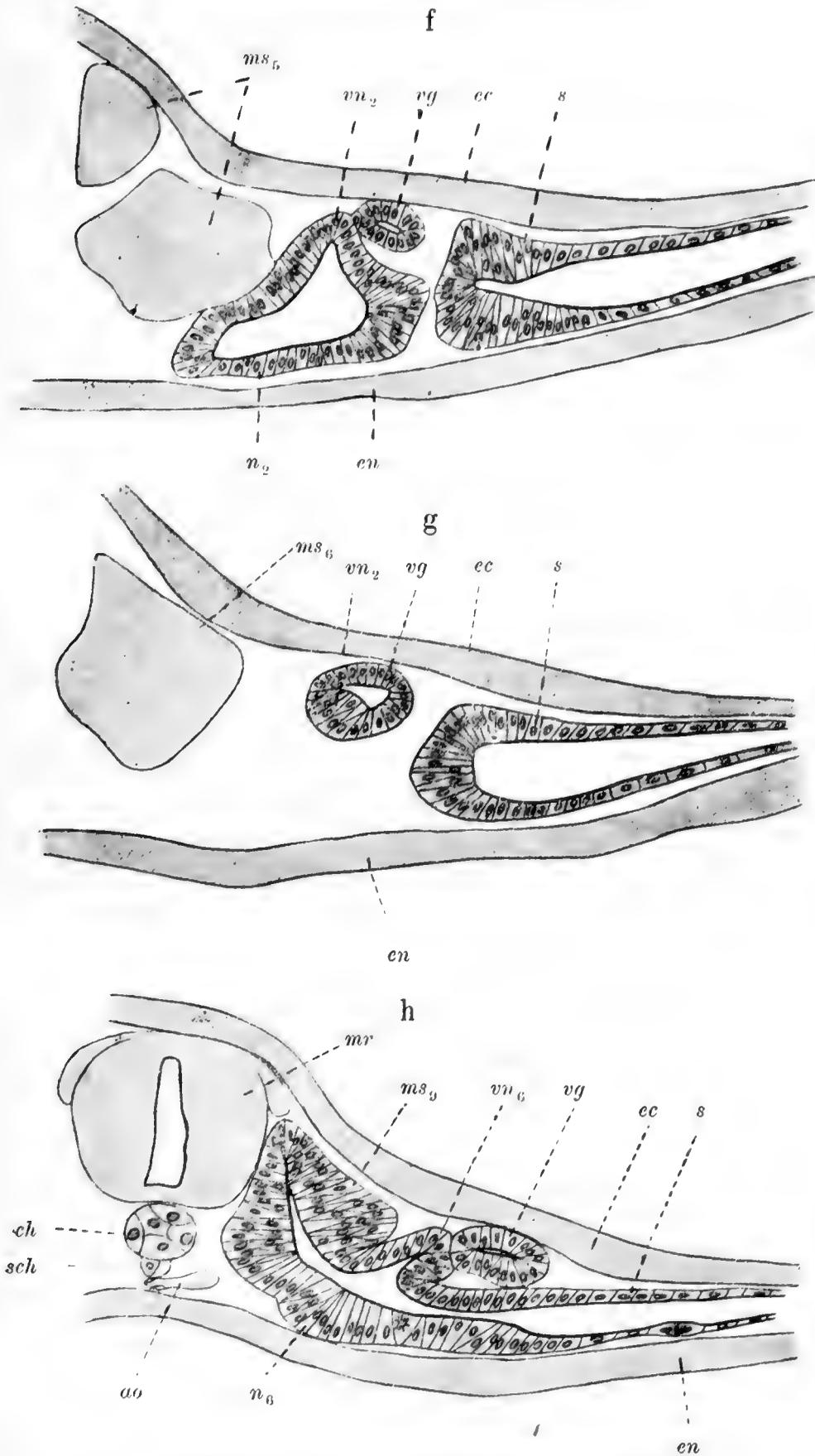


Fig. B, a—h. Querschnitte aus einer Serie durch einen Embryo mit 29 Segmenten (Stad. 12). 192 : 1.

der Name „Myotom“ und für den Theil, welchem das Scleralblatt angehört, „Sclerotom“ oder für beide zusammen „Sclero-Myotom“. Den jetzt ventralen Abschnitt der Urwirbel bezeichne ich fortan als „Nephrotom“<sup>1)</sup>.

Verfolgen wir nun kurz die Ausbildung der ersten beiden Nephrotome! Das 1. fällt beim Verfolgen der Serie dadurch auf, dass der ventrale Theil des 4. Urwirbels stark erweitert, ausgesackt erscheint (Fig. B, a  $n_1$ ) und durch eine Vorbuchtung der medialen Wand in die Urwirbelhöhle von dem Sclero-Myotom schärfer abgesetzt ist. Einige Schnitte weiter caudalwärts zeigt eine kleine Vorwölbung der lateralen Wand, welche jetzt durch die Höhe ihrer Zellen von den übrigen Theilen des Nephrotoms, deren Zellen niedriger geworden sind, schärfer sich abgrenzt, den Beginn des 1. Vornierencanälchens an (Fig. B, b  $vn_1$ ). In Fig. B, c ist nur noch die hintere Wand des 1. Nephrotoms ( $n_1$ ) getroffen, das 1. Canälchen ( $vn_1$ ) geht in den Vornierengang über, welcher gegen das Ektoderm und caudalwärts sich fortsetzt. Auf der medialen Seite ist bereits die Wand des 5. Sclero-Myotoms angeschnitten worden, in Fig. B, d der 5. Urwirbel fast in seiner ganzen Ausdehnung; ventral tritt das 2. Nephrotom ( $n_2$ ) auf, das seine laterale Grenze, wie eine Betrachtung der nächsten Schnitte erkennen lässt, gegen die Seitenplatte vorschiebt. Die mediale Grenze dieser verändert sich, wie die Reconstructionen zeigen (z. B. Fig. 154 s, Taf. 10) wenig. 4 Schnitte weiter erscheint die Peritonealverbindung (Fig. B, e  $ptv_5$ ) und an der lateralen (hier noch dorsalen) Wand des Nephrotoms das 2. Canälchen ( $vn_2$ ). Indem dasselbe gegen das Ektoderm vorwächst, erreicht es zwar sehr bald (Fig. B, f) den Vornierengang ( $vg$ ), doch liegt die Einmündungsstelle weiter hinten intersegmental (Fig. B, g); die ventrale Verdickung ( $vn_2$ ) ist noch dem 2. Canälchen zuzurechnen. Das 2. Nephrotom ist auf dem Schnitt Fig. B, g völlig verschwunden.

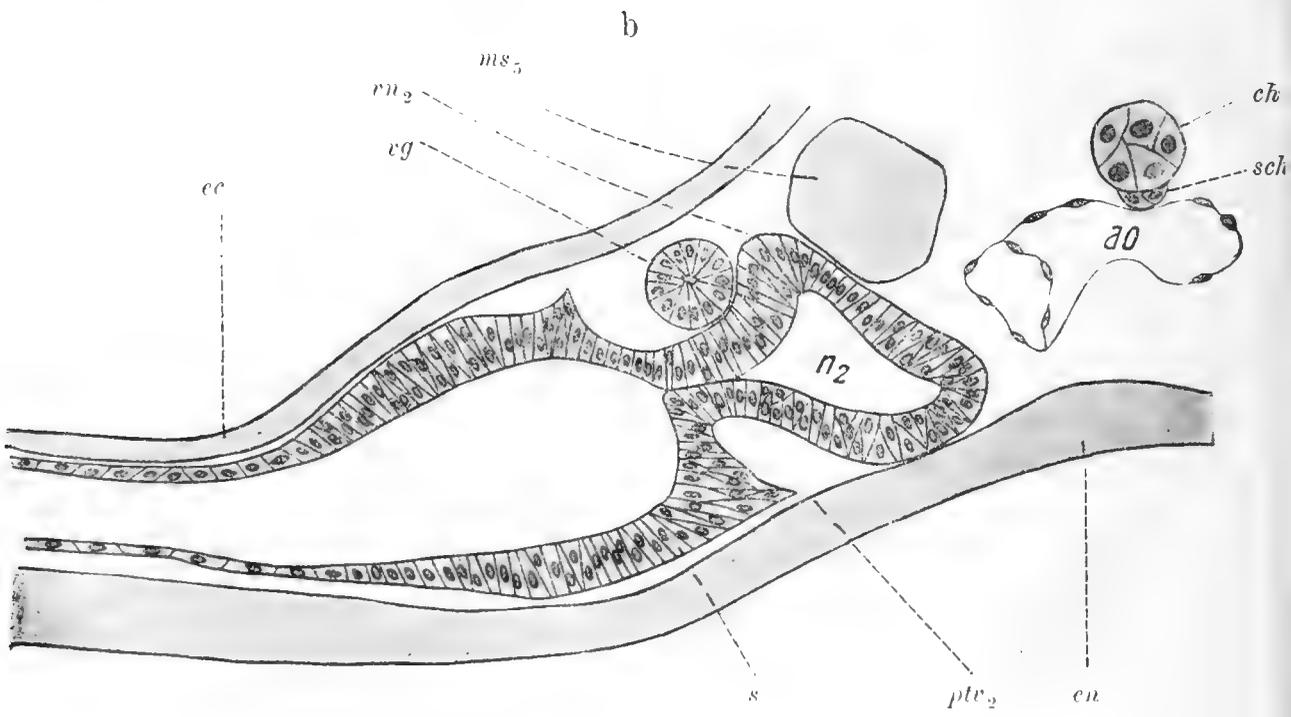
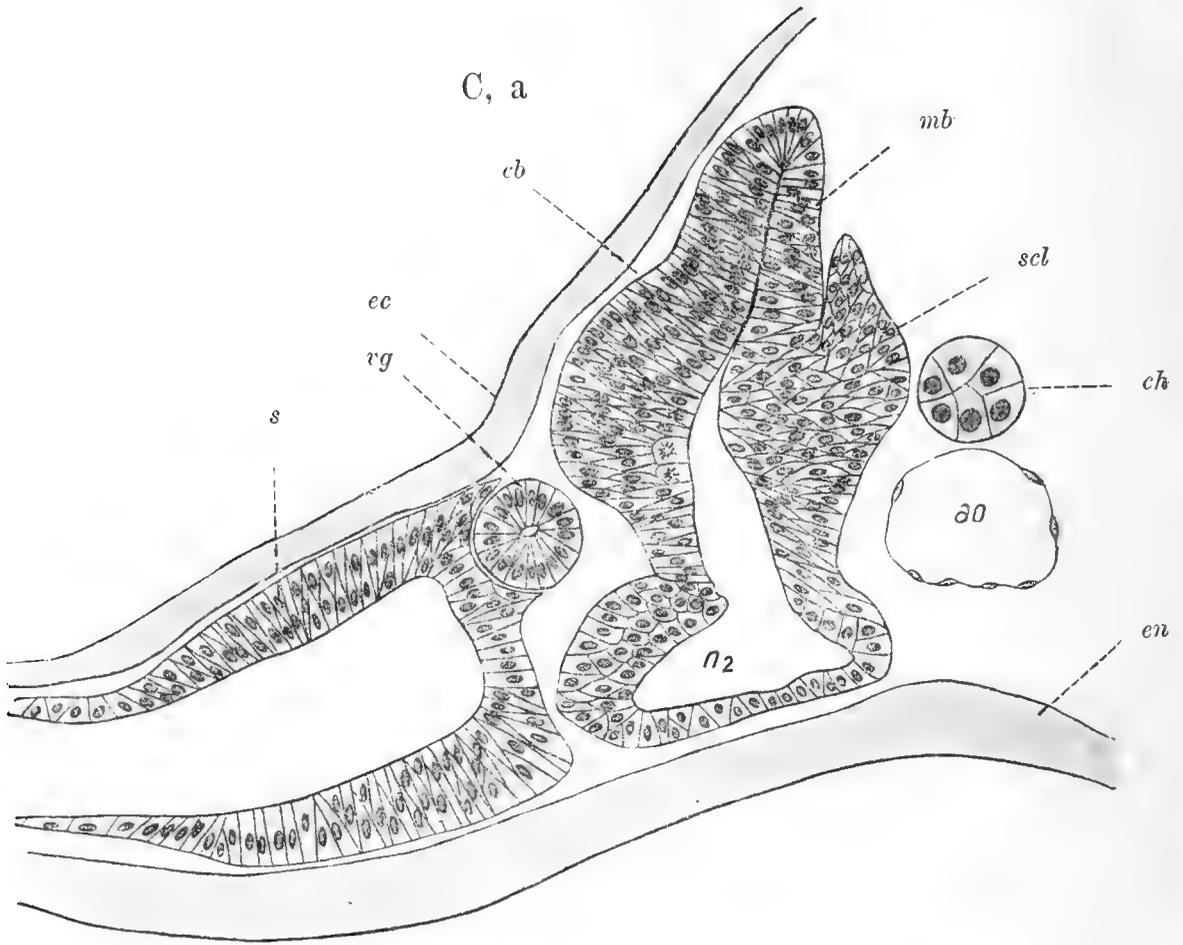
In wesentlich derselben Weise wie in dem 5. Segment liegen die Verhältnisse in den folgenden. Fig. B, h giebt z. B. aus derselben Serie einen Querschnitt durch das 9. Segment und den Anfang des 6. Canälchens. Die Unterschiede betreffen nur die, je

1) In Folge der Aufrichtung der Urwirbel muss die Entfernung zwischen der medialen Wand der Urwirbel und der Peritonealverbindung natürlich geringer werden. Diese Abnahme muss sich in den Reconstructionen bemerkbar machen. Während Fig. 149—153 die Urwirbel fast in ihrer ganzen Breite wiedergeben, stellen die Fig. 154 fast allein, Fig. 155 und 156 nur die Nephrotome dar.

weiter nach hinten, um so mehr abnehmende Grösse der Segmente, die schon erwähnte schwächere Aufrichtung und Sonderung derselben, weiter die Richtung der Canälchen, indem diese nicht bis zur Vereinigung mit dem Gang eine so weite Strecke wie die vordern erst nach hinten auswachsen, wie auch aus den Reconstructionen Fig. 153—155 (Taf. 10 u. 11) ersichtlich ist.

Die besprochene Serie zeigt mithin in Bezug auf die Art der Entstehung der Canälchen dasselbe wie die früher betrachteten, nämlich dass sie von dem segmentirten Mesoderm ausgehen und zwar von dem als Nephrotom bezeichneten Abschnitt. Es wurde bereits bemerkt, dass dasselbe vom Sclero-Myotom sich abzugrenzen beginnt, und ebenso tritt das Gleiche gegen die Seitenplatte ein. Indem die Nephrotomhöhle, wie der im Nephrotom liegende Theil der Urwirbelhöhle genannt sein möge, sich bedeutend erweitert und ebenso die Leibeshöhle im benachbarten Gebiet, die Peritonealverbindung selbst aber sich verengert, wird die Grenze des 2. und der folgenden Nephrotome gegen die Seitenplatte sehr deutlich gekennzeichnet (Fig. B, e).

Etwas ältere Embryonen zeigen einmal, dass die beiden zuletzt betrachteten eingetretenen Veränderungen weiter fortgeschritten sind, und dann, dass neue hinzugekommen sind. So sind, da die Abschnürung des Embryos vom Dotter caudalwärts weiter sich ausgedehnt hat, auch die andern Vornierensegmente aus ihrer frühern Lage geführt worden. In den vordersten (Fig. C, a, Stad. 16, 38 Segmente, 7 Vornierencanälchen gebildet, 8. in Anlage) erscheint der Urwirbel gegen die Seitenplatte bereits rechtwinklig abgeknickt, in den hintern (Fig. C, d, 7. Segment) hat er noch eine schräge Lage, aber in keinem liegt er noch flach dem Entoderm auf. Wenn man daher jetzt einen Längsschnitt durch die Urwirbel legt, so muss die Sonderung derselben in ein dorsales Sclero-Myotom und ein ventrales Nephrotom in den ersten Vornierensegmenten am deutlichsten hervortreten, je weiter nach hinten dagegen, um so schwächer; in den letzten wird sogar nur das Sclero-Myotom getroffen werden. Einen solchen Längsschnitt giebt Fig. 181, Taf. 15, wieder. Die beiden Abschnitte ( $ms_4—ms_{11}$  und  $n_1—n_8$ ) der Urwirbel erscheinen durch das schon erwähnte Vorwachsen der Wände auf der Grenze von einander geschieden; wie die Figur lehrt, ist nicht nur die mediale Wand betheilig, wie es der Embryo Fig. B zeigte, sondern auch die vordere und hintere Wand und auch (Fig. C, a u. d) die laterale. Auf derartigen Längsschnitten liess auch das 3. Segment ( $ms_3$ )



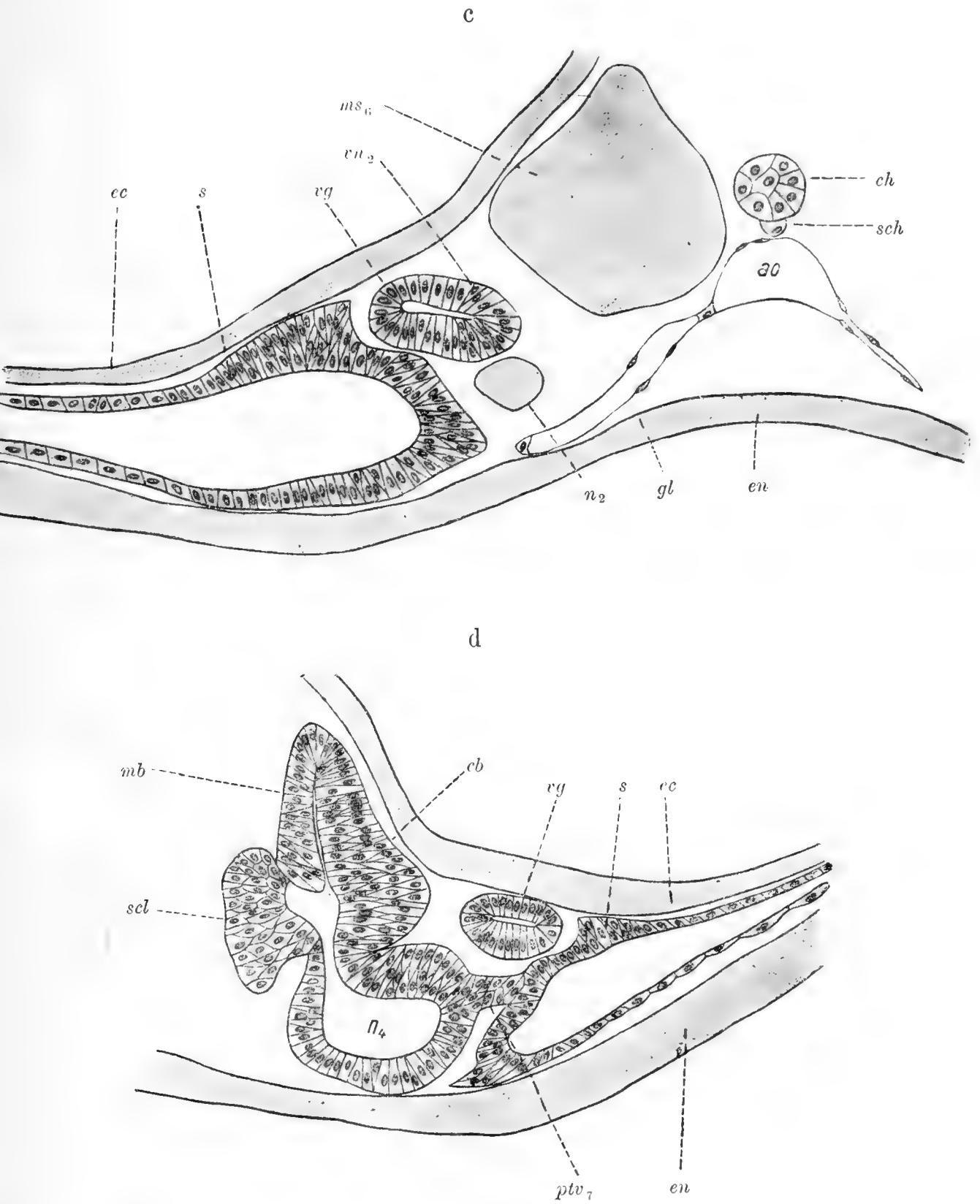


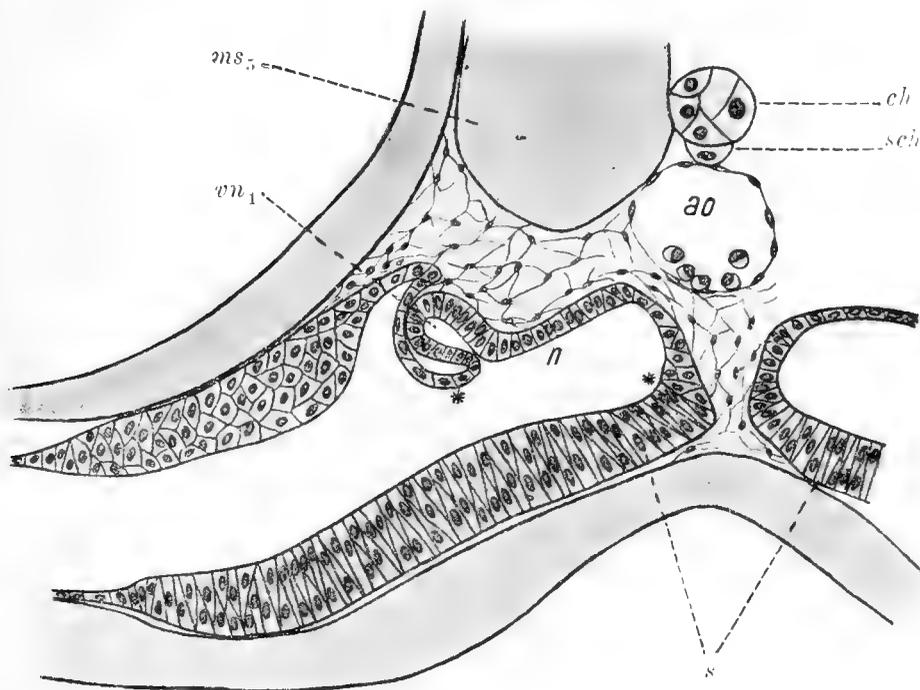
Fig. C, a—d. Querschnitte aus einer Serie durch einen Embryo mit 38 Segmenten (Stad. 16). 192 : 1.

eine gleiche Theilung des Urwirbels erkennen, und es ist nicht ausgeschlossen, dass diese dieselbe Bedeutung hat wie in den folgenden Segmenten, also ein rudimentäres Nephrotom ist, aber ich muss es zweifelhaft lassen, weil niemals dieser ventrale Abschnitt sich so wie die folgenden vom dorsalen ganz abtrennt, noch einem Canälchen den Ursprung giebt.

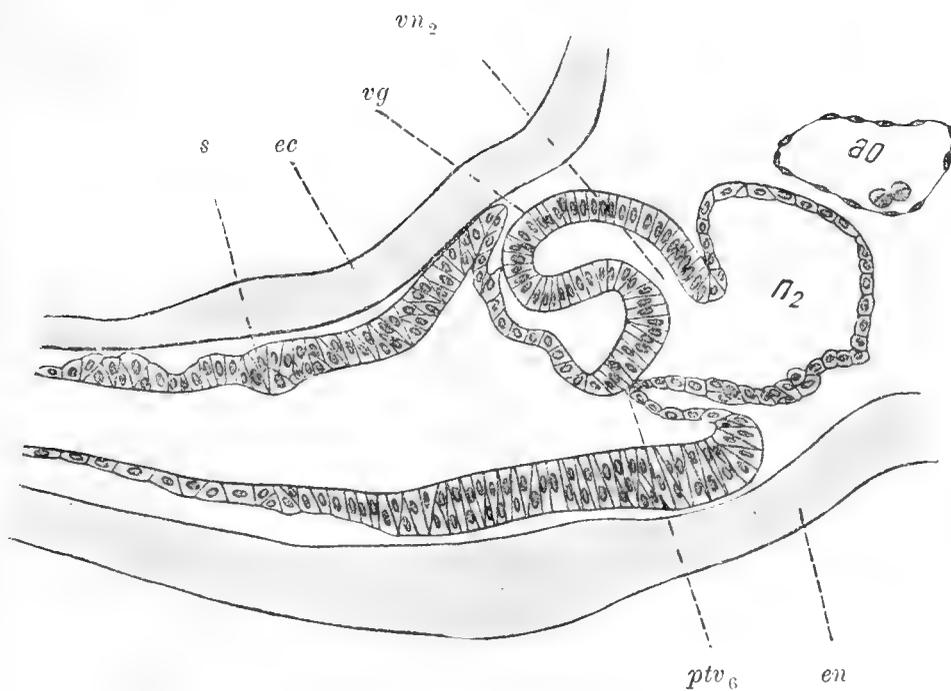
Als eine neue Veränderung des Bildes ist zunächst zu bezeichnen, dass jetzt auch die Seitenplatte medianwärts vorzuwachsen beginnt. Fig. C, a, b und d zeigen, wie diese unter das Nephrotom eine Falte vorschiebt, welche aus einer dorsalen und ventralen Schicht zusammengesetzt ist; beide liegen ventral von der Peritonealverbindung (*ptv*). Da die Zellen der dorsalen Schicht ebenso wie die jenseits der Verbindung gelegenen Zellen des somatischen Blattes Cylinderform besitzen und der Uebergang zu den benachbarten Zellen ein unvermittelter ist (z. B. Fig. C, b, c, d), so möchte man die dorsale Schicht der Falte des somatischen Blattes zurechnen. Wenn man indessen jüngere Stadien in Betracht zieht, so sieht man, dass, so lange die Wände des Urwirbels in diejenigen der Seitenplatte noch continuirlich in einer Ebene übergehen, die Peritonealverbindung die Grenze zwischen dem somatischen und splanchnischen Blatt bildet. Später krümmt sich die erstere ventral-, die letztere dorsalwärts; da die Peritonealverbindung aber zu ihnen in derselben Lage bleibt, nur mit der Verlagerung des Urwirbels mehr an die ventrale Seite rückt (z. B. Fig. D, d und Fig. E), so folgt daraus, dass alle Theile, die ventral von ihr gelegen sind, also auch beide Schichten der Falte, welche unter das Nephrotom vorwächst, dem splanchnischen Blatt zugehören. Die Falte nähert sich dann bald der Medianlinie, wie Fig. D, d (8 Vornierencanälchen, 44 Segmente) und Fig. E (Stad. 20) zeigen, und giebt hier mit einer gleichen der andern Seite dem Mesenterium den Ursprung. Auf Längsschnitten (Fig. 182, Taf. 15) trifft man daher jetzt unter den Nephrotomen nicht mehr das Entoderm, sondern das splanchnische Blatt (*s*).

Eine ähnliche, aber schwächere Ausbreitung zeigt auch das somatische Blatt; es wächst sowohl dorsal wie ventral vom Vornierengang etwas vor und zwar am stärksten intersegmental. Wie aus den Figg. 10—12 ersichtlich ist, senden die Zellen Fortsätze aus, lösen sich aus dem Verband und liefern Bindegewebe. Es scheint alles, welches die Lücken zwischen den Theilen der Vorniere später ausfüllt, also die ganze sog. Vornierenkapsel, aus dieser Quelle zu stammen. Der Ursprung derselben wäre hier mithin ein

D. a



b



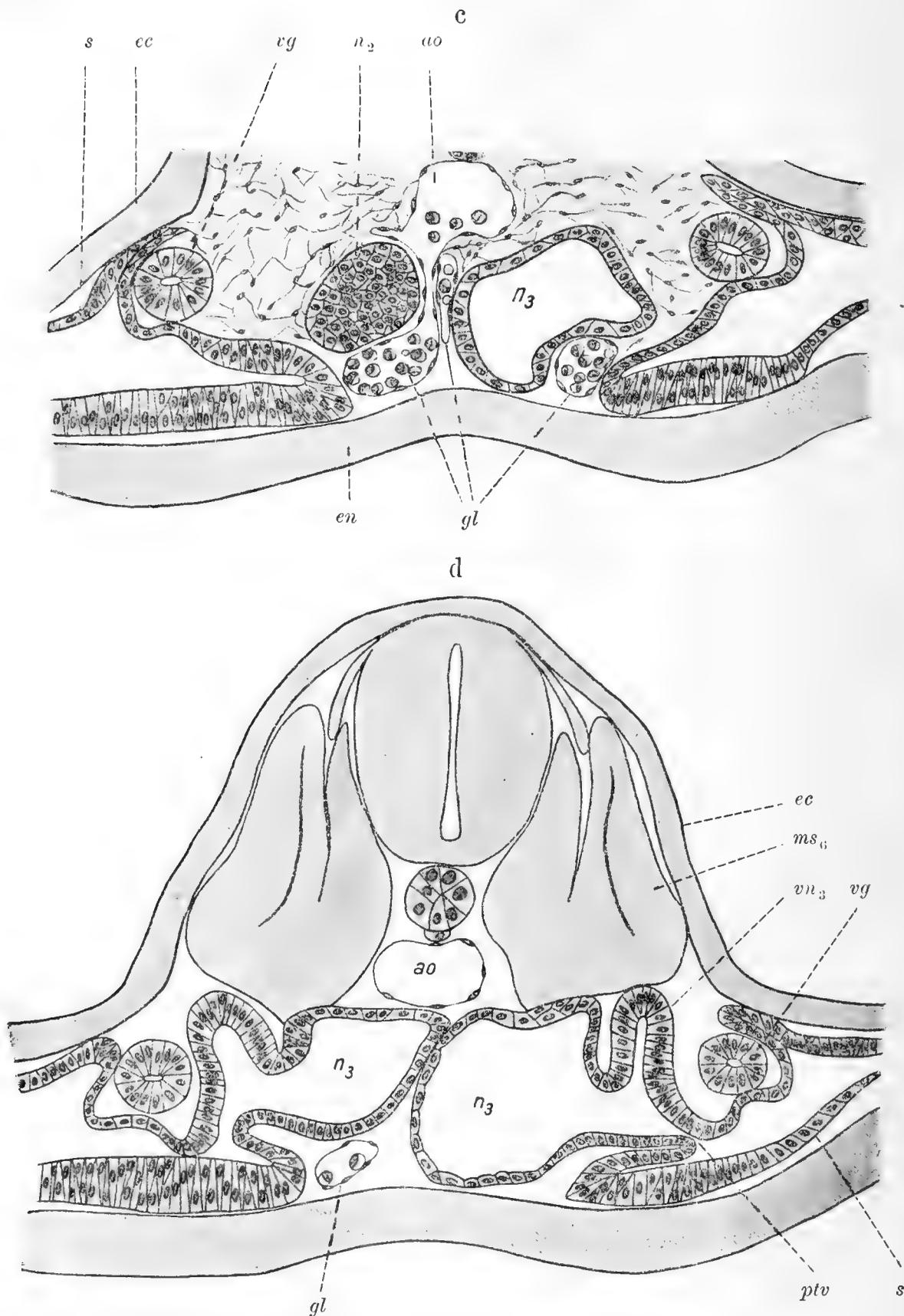


Fig. D, a—d. Querschnitte aus einer Serie durch einen Embryo mit 44 Segmenten (Stad. 17). 192 : 1.

wesentlich anderer als bei andern Amphibien nach FIELD (91, 94a) und VALENTI (1900), welche sie aus dem segmentirten Mesoderm ableiten.

Eine andere wichtige Veränderung, welche sich auf diesem Stadium vollzieht, betrifft die Nephrotome. Da das 1. einige Besonderheiten aufweist, so möge dasselbe vorläufig ausser Betracht bleiben. Es wurde bereits erwähnt, dass die Peritonealverbindungen in den 4 ersten Segmenten breit bleiben; sie gewinnen jetzt auch an Höhe. Diejenigen der folgenden Segmente waren zwar von Anfang nur niedrig, indem die dorsale und ventrale Wand sich fast berührten, aber breit. Sie begannen sich dann auf den letzten Stadien zu verengern, derart, dass man sie auf dem Stadium Fig. 154, Taf. 10 (*ptv*<sub>5</sub> u. s. w.) nur noch auf einem oder zwei Schnitten trifft. Bei etwas ältern Embryonen (Fig. 155, Taf. 11) ist das Lumen in manchen vollständig verschwunden, doch herrscht hierin grosse Ungleichmässigkeit auf beiden Seiten des Embryos. Beim Embryo Fig. 155 z. B. ist die 5. Verbindung rechts verschlossen, links noch offen (Fig. C, b), die 6. ist auf beiden Seiten offen, die 7., 8. und 9. sind links offen, rechts verschlossen, die 10. rechts offen, links verschlossen, und auch die spätern Segmente zeigen ähnliche Verschiedenheiten. Es ist aber hervorzuheben, dass die Verbindung zwischen den Nephrotomen und den Seitenplatten im 5. und in den folgenden Segmenten nur in seltenen Fällen vollständig gelöst wird. Wenn auch eine Communication zwischen der Nephrotom- und Leibeshöhle nicht zu erkennen ist, auch die Zellen ihre regelmässige radiäre Anordnung aufgeben, so dass man auch nicht etwa von einem Verkleben der Wände reden kann, so bleibt doch entweder ein die beiderseitigen Wände verbindender Zellenstrang erhalten, wie es Fig. C, d zeigt, oder die Wand der Leibeshöhle oder die des Nephrotoms oder beide sind gegen einander ausgebuchtet bis zur gegenseitigen engen Berührung (Fig. 158—161, Taf. 10 u. 11); auch ist das Epithel an den entsprechenden Stellen von den benachbarten Theilen verschieden, indem die Zellen hier cylinderförmig sind. Es bleibt mithin, wie es am besten zu bezeichnen ist, ein mehr oder weniger enger Contact erhalten. Von ganz vereinzelt Fällen, in denen ein solcher nicht gefunden wurde, z. B. Fig. H, a, abgesehen, ist jeden Falls die Peritonealverbindung nur für kurze Zeit unterbrochen, und in manchen Fällen wird sie dauernd erhalten bleiben. Ich schliesse dies daraus, dass ich keinen Embryo gefunden habe, bei welchem alle Verbindungen aufgehoben waren.

Wenn man die Lage der Peritonealverbindungen in den Figg. 154 und 155 in den verschiedenen Segmenten vergleicht, so ergibt sich eine Verschiedenheit in folgender Hinsicht: bald liegt sie im vordern, bald im hintern Theil, bald in der Mitte der lateralen, später ventralen Wand des Nephrotoms. Da die Vornierencanälchen aber stets nahe dem hintern Rande der dorsalen (später lateralen) Wand entspringen, so erklären sich die verschiedenen Bilder, welche Querschnitte geben, indem bald das Nephrotom, Canälchen und Peritonealverbindung getroffen ist, z. B. Fig. D, b, d, Fig. C rechts, Fig. B, e, h, bald dagegen nur das Canälchen, nicht aber die Peritonealverbindung, welche dann in den vorhergehenden Schnitten zu finden ist, z. B. Fig. B, f, Fig. E links, Fig. 14 (8. Canälchen eines Stad. 16, vgl. Fig. 162, Taf. 11). Die Ursache für diese verschiedene Lage mag vielleicht darin liegen, dass die Peritonealverbindung manchmal von vorn nach hinten, manchmal umgekehrt sich schliesst.

In allen Fällen erfolgt ein scharfer Abschluss der Nephrotome auf diesen Stadien gegen die Sclero-Myotome, indem auf der Grenze das schon erwähnte Vorwachsen der Wände in die Urwirbelhöhle weitem Fortgang nimmt; am stärksten ist hierbei die mediale Wand, am wenigsten die laterale betheiligt. Die Verbindung wird eine engere, bald stösst die mediale an die laterale, und durch Vereinigung der Wände ist das Nephrotom vom Sclero-Myotom ganz abgegrenzt und hat jetzt auch eine dorsale Wand erhalten.

Mit dem Abschluss dieser Prozesse sind die Nephrotome des 5. und der folgenden Segmente selbständige, zwischen den Sclero-Myotomen und der Leibeshöhle gelegene Abschnitte geworden. In Folge ihrer Entstehung aus dem segmentirten Mesoderm sind sie ebenfalls streng segmental angeordnet. Man kann an jedem eine dorsale und ventrale, mediale und laterale und vordere und hintere Wand unterscheiden. Die Wände umgrenzen einen Hohlraum, die Nephrotomhöhle, welche an der ventralen Wand mit der Leibeshöhle in Verbindung steht oder mit deren Wand in einem verschieden stark ausgebildeten Contact ist. An der lateralen Wand im hintern Theil führt die Nephrotomhöhle in das Vornierencanälchen. Irgend welche sonstige Verbindung zwischen den hinter einander gelegenen Nephrotomen, deren vordere und hintere Wände sich berühren, ist schon durch die Entstehung völlig ausgeschlossen, tritt auch, so lange die Vorniere functionirt, sicher nicht ein. Die Zellen der Wände waren Anfangs (Fig. A) cylinderförmig wie die der andern Theile der Urwirbel, zugleich mit dem Eintritt der Abgrenzung der

Nephrotome werden sie niedriger, cubisch (Fig. A—D), nur an der Stelle, von welcher die Peritonealverbindung ausgeht, behalten sie ihre Höhe bei, auch dann, wenn diese sich schliesst.

Die beste Uebersicht über die Nephrotome erhält man auf Längsschnitten (Fig. 182, Taf. 15, und Fig. 172, Taf. 12). Diese Figuren geben allerdings nicht einen Schnitt wieder, sondern sie sind durch Aufeinanderzeichnen mehrerer gewonnen; ein einziger Schnitt kann nicht alle auf derselben Höhe treffen, weil die Nephrotome auf diesen Stadien noch nicht genau in einer Linie hinter einander liegen, sondern die hintern etwas mehr seitlich. Fig. 172 stellt die ersten 7 Nephrotome in der grössten Breite dar; man sieht, dass die Weite variiren kann, was dadurch bedingt ist, dass dieselben nicht genau rechteckige Kammern darstellen, sondern das eine mehr nach dieser, das andere mehr nach jener Richtung verschoben ist. Vor allem aber erkennt man die Lage und den Abschluss derselben gegen einander, und dasselbe zeigt jeder andere Schnitt. Die andere, Fig. 182, stellt die Nephrotome im lateralen Abschnitt getroffen dar, um die Ursprungsstellen der Canälchen zu zeigen; letztere sind in ihrer ganzen Länge bis zu ihrer Einmündung in den Vornierengang und ebenso ist dieser eingetragen. 8 Canälchen sind mit dem Gang verbunden ( $vn_1—vn_8$ ), 3 andere ( $vn_9—vn_{11}$ ) in verschieden weit vorgeschrittener Anlage vorhanden. Da die laterale Wand, von welcher sie ausgehen, etwas schräg liegt, so erscheint sie hier als dorsale Wand des Nephrotoms, und ebenso erklärt sich daher die geringe Höhe der Nephrotome in dieser Figur.

Eine Ergänzung zu diesen Figuren giebt der Querschnitt durch das 7. Segment, Fig. E. Er hat links alle Theile eines Vornierenschnitts getroffen, das Nephrotom ( $n_4$ ), das Canälchen ( $vn_4$ ) und die Peritonealverbindung ( $ptv_7$ ), rechts die letztere nicht, sie ist aber vorhanden, rechts auch noch eine Windung des Canälchens; weiter sieht man den Vornierengang ( $vg$ ), die Lage der Nephrotome zu den Sclero-Myotomen ( $ms_7$ ) und zum Entoderm ( $en$ ), von welchem es jetzt durch die Falten des splanchnischen Blattes ( $s_1$ ) getrennt ist. Auf die Blutgefässe in dieser Figur und in Fig. 182 werde ich unten eingehen.

Der Verschluss der Peritonealverbindungen dauert, wie schon erwähnt wurde, nur eine kurze Zeit. Auf etwas ältern Stadien (Fig. 163, Taf. 11, Stad. 20) findet man dieselben bereits wieder offen, sie sind canalartig, und bald nachher bilden die Zellen auch Geisseln, doch werde ich die Gestaltung dieser Verbindungen erst

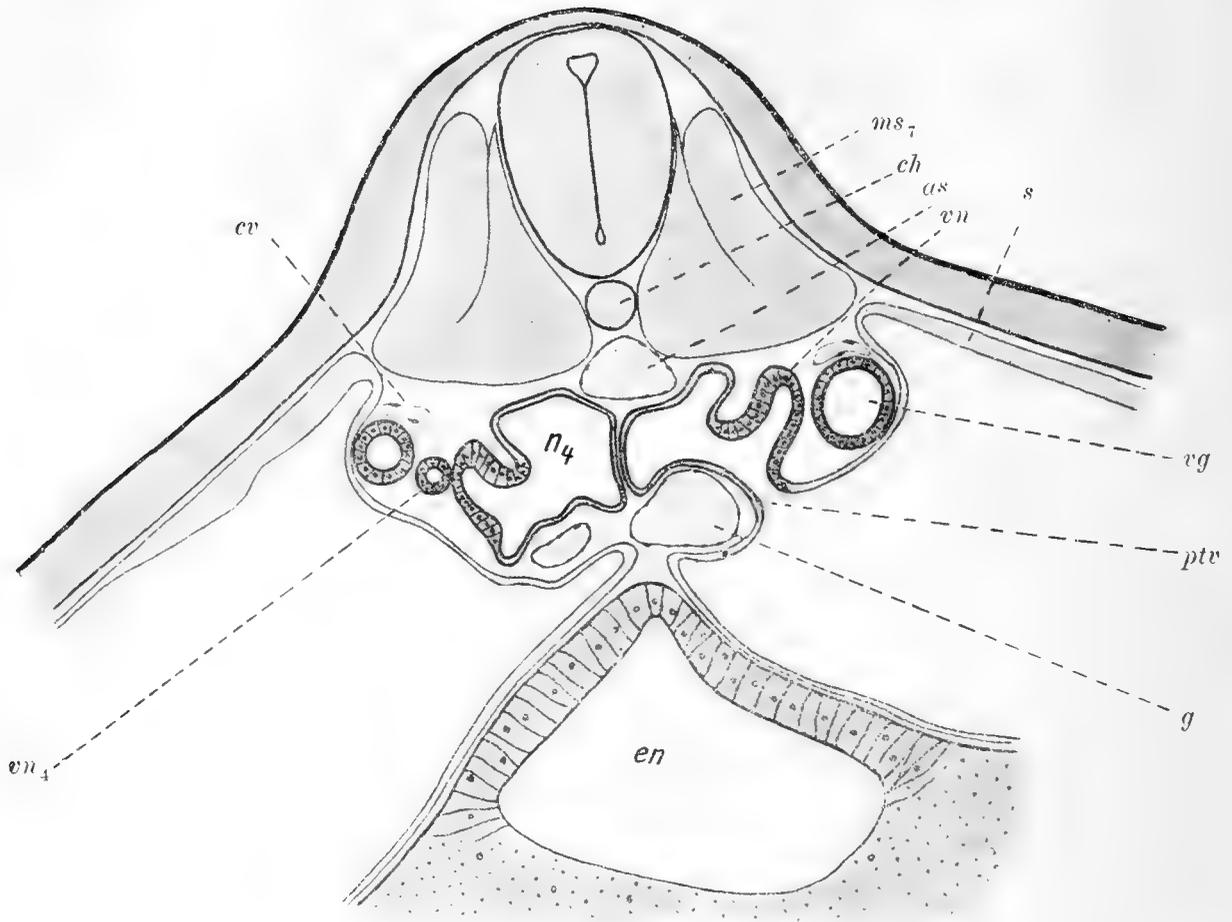


Fig. E. Querschnitt durch das 7. Segment eines Embryos des Stad. 20. 116 : 1.

in dem Capitel, in welchem der Bau der fertigen Vorniere besprochen wird, genauer schildern.

Eine scheinbar sehr abweichende Entwicklung nimmt das Nephrotom des 4. Segments, aus welchem das 1. Vornierenanälchen entsteht. Dass die Anlage des letztern in allen wesentlichen Punkten mit derjenigen der beiden folgenden übereinstimmt, wurde bereits dargelegt; eine Besonderheit lag darin, dass dasselbe hinter den folgenden im Wachsthum nachsteht und in gerader Richtung zum Gang sich wendet. Auch das Nephrotom weist in Bezug auf seine Entstehung aus dem segmentirten Mesoderm und seine Abschnürung vom Sclero-Myotom keine Unterschiede auf, aber wohl in Bezug auf seine Peritonealverbindung. Dieselbe bleibt stets breit und schliesst sich auf keinem Stadium. Dadurch setzt sich das Nephrotom auch nicht so scharf von der Seitenplatte ab, wenn auch, wie die Figg. A, b, c und B, a, b, c lehren, die Grenze leicht bestimmbar ist. Die weitere Umgestaltung des Nephrotoms verfolgt man besser an den die Einzelheiten genauer zeigenden Figg. 10, 11 und 13, welche

Querschnitte durch das 1. Nephrotom von Embryonen verschiedenen Alters wiedergeben. Embryo Fig. 10 hat 32, Fig. 11 hat 29, Fig. 13 hat 45 Segmente. Die Veränderungen sind dadurch gut zu verfolgen, dass das Epithel des Nephrotoms bereits niedriger geworden ist, das des angrenzenden splanchnischen Blattes dagegen höher, die Grenze zwischen beiden mithin klar hervortritt, und das Gleiche ist der Fall zwischen dem Nephrotom und dem Canälchen. Vergleicht man Fig. 10, 13 und Fig. D, a und Fig. 15, 16, 164 (Taf. 11) mit einander, so sehen wir, wie das splanchnische Blatt ( $s_1$ ) allmählich medianwärts vorwächst und hierbei die ventrale Wand des Nephrotoms vor sich her schiebt, sie zum Ausweichen dorsalwärts drängt oder, wie man auch sagen kann, die früher an der Peritonealverbindung einander gegenüber liegende dorsale und ventrale Wand von einander entfernt und diese Oeffnung ausweitet, hierbei aber nicht beide Wände beeinflusst, sondern nur die ventrale. Die Peritonealöffnung des Nephrotoms, welche Anfangs wie diejenige aller Segmente lateralwärts gerichtet war, schaut jetzt ventralwärts (vgl. die Sternchen) und ist noch breiter geworden. Eine ventrale Wand, die aus Zellen des Nephrotoms bestände, ist nicht mehr vorhanden, sie wird jetzt nur von dem splanchnischen Blatt gebildet. Es ist offenbar ein ganz ähnlicher Vorgang, wie er sich in den folgenden Segmenten bei der Bildung des Mesenteriums abspielt, nur mit dem Unterschied, dass im 4. Segment das splanchnische Blatt nicht in Form einer Falte unter das Nephrotom medianwärts vorwächst, sondern in dasselbe sich hineinschiebt und hierbei die ventrale Wand desselben dorsalwärts verdrängt. Die durch die Sternchen in den Figuren bezeichnete Oeffnung ist mithin der Peritonealverbindung in den andern Segmenten gleich, der dorsal von dieser Grenze gelegene Raum ist das 1. Nephrotom, der ventral gelegene gehört der Leibeshöhle an. Es wird jetzt auch das abweichende Bild, welches Längsschnitte Fig. 182, Taf. 15, und Fig. 172, Taf. 12, vom 1. Nephrotom geben, verständlich sein. Ohne Kenntniss der Entwicklung könnte man auf die Vermuthung kommen, dass das 1. Vornierencanälchen von einem Divertikel der Leibeshöhle ausginge, nicht vom ventralen Abschnitt des Urwirbels, besonders auf ältern Stadien, auf welchen der eingewucherte Theil des splanchnischen Blattes nicht mehr das hohe Cylinderepithel, sondern ein ähnliches Plattenepithel besitzt wie die Nephrotomwand (Fig. 16).

Ausser den bisher betrachteten Veränderungen treten noch zwei weitere auf, nämlich die Anlage der Glomeruli der Vorniere und

die Vergrößerung der Canälchen. Schon auf dem Stadium Fig. B (a und h) ist die Aorta bis in den Bereich der Vornierensegmente vorgewachsen; sie erscheint als ein kleines, von einfacher Schicht flacher Zellen begrenztes Rohr (*ao*) unter der Subchorda. Eine genaue Verfolgung derselben durch die Serie hindurch lehrt, dass sie von Zeit zu Zeit kleine Aussackungen bildet, welche ventralwärts und etwas lateralwärts gerichtet sind. Dieselben erscheinen zunächst in sehr geringer Zahl und unregelmässig angeordnet (Reconstruction Fig. 154, Taf. 10), aber auf etwas ältern Stadien (Fig. 155 u. 156, Taf. 11) gewinnt das Bild grössere Regelmässigkeit. Man erkennt dann, dass diese Aussackungen paarig und meist zwischen den Nephrotomen, also intersegmental, gelegen sind; einige zeigen hiervon zwar Abweichungen, doch trifft man diese nicht mehr in der funktionierenden Vorniere; hier ergibt sich, dass zwischen dem 1. und 2. Nephrotom das 1. Paar und dann je eines zwischen je 2 Nephrotomen gelegen ist. Auf Querschnitten (Fig. C, c, D, c *gl*) sind sie in den ersten Stadien fast in ganzer Länge zu treffen, später aber (Fig. E, D, d, Fig. 30, Fig. 182, Taf. 15, *gl*) werden sie gewunden, verzweigen sich und verbreiten sich hauptsächlich über die vordere, mediale und ventrale Wand der Nephrotome, und es werden daher jetzt nur Stücke bald hier, bald dort angeschnitten. Die Blutkörperchen lassen sie aber leicht verfolgen. Diese Aussackungen der Aorta sind die Anlagen der Glomeruli.

Da die ersten Canälchen an der Bildung des Vornierengangs selbst betheiligt sind, die spätern aber auch bald nach ihrer Bildung denselben erreichen und in ihn einmünden, so muss ein weiteres Auswachsen derselben die Bildung von Windungen bedingen. Bei der Schilderung derselben müssen das 1. und 2. Canälchen, da sie sich von den folgenden etwas abweichend verhalten, besonders besprochen werden. Für die übrigen, so weit sie vollständig ausgebildet werden, ist zunächst zu bemerken, dass im Allgemeinen sich eine bestimmte Reihenfolge der Windungen zwar feststellen lässt, dass aber im Einzelnen hinsichtlich der Lage Variationen vorkommen können. Die Figg. 158—171 (Taf. 10 u. 11) sind durch Aufeinanderzeichnen der Querschnitte gewonnen worden. Diese Methode hat zwar den Nachtheil, dass die Stücke, welche in cranio-caudaler Richtung verlaufen, nicht in ganzer Länge zum Ausdruck gebracht werden können, hier würde ein Modelliren Besseres geleistet haben, aber die erstere Methode hat wieder vor der letztern zwei Vorzüge, nämlich dass sie gestattet, Einzelheiten einzuzeichnen und weiter das Bild übersicht-

licher zu machen, was Modelle, da die Windungen sich gegenseitig verdecken würden, nicht in dem Maasse können. Man kann sich aber von dem Umfang der Ausdehnung einzelner Windungen in cranio-caudaler Richtung leicht eine Vorstellung machen, wenn ich angebe, dass jedes Canälchen etwa die Breite eines Segments einnimmt, dass zwar einige Stücke mit ihren Biegungen über die Grenzen hinaus gehen und so sich zwischen diejenigen des benachbarten Canälchens einschieben, aber eine Verbindung zwischen zwei Canälchen nur in den seltensten Fällen eintritt.

Der am häufigsten wiederkehrende Modus der Ausbildung der Windungen ist folgender. Als Beispiele sind fast durchweg das 3. oder 4. Canälchen gewählt. Das Anfangs nur in leichtem Bogen vom Nephrotom zum Gang verlaufende Canälchen, wie es die Fig. 157 z. B. vom 2. ( $vn_2$ ) zeigt, biegt sich zunächst dorsalwärts aus (Fig. 158), so dass man einen auf- und absteigenden Schenkel unterscheiden kann; der erstere geht vom Nephrotom aus, der letztere endet im Gang. Beide Schenkel liegen Anfangs ziemlich in einer Ebene, der absteigende wendet sich nur etwas caudalwärts, dann aber wächst der beide verbindende Theil (in Fig. 159—161, 163 weisen die Bezeichnungen  $vn_3$ ,  $vn_4$  auf diesen Theil) in caudaler Richtung aus, so dass der auf- und absteigende Schenkel durch ein queres „Verbindungsstück“ getrennt sind. Das Canälchen hat jetzt etwa die Form eines Hufeisens, dessen einer Schenkel lateralwärts verbogen ist. Weiter knickt sich dieser letztere, der absteigende also, nochmals ein und zwar manchmal ganz ventralwärts, manchmal etwas medialwärts (Fig. 159—161), und indem auch das diese beiden neuen Schenkel verbindende Stück in die Breite wächst, entsteht zwischen dem Ende des „Verbindungsstücks“ und dem Vornierengang eine ventralwärts ausgebuchtete, hufeisenförmige Schleife (Fig. 163 u. 165). Endlich wächst auch der zwischen dem Ende der Schleife und der Einmündung in den Vornierengang gelegene Theil noch verschieden lang und unter mehr oder weniger starken Windungen aus, und damit ist die Ausbildung beendet (Fig. 165, 166, 168). Am fertigen Canälchen kann man also unterscheiden: 1) ein aufsteigendes Stück, 2) ein Verbindungsstück, 3) die Schleife und 4) ein Endstück, welches in den Gang übergeht. Diese Eintheilung nach der Ausbildung und Lage deckt sich nicht ganz, wie sich zeigen wird, mit der aus der histologischen Verschiedenheit sich ergebenden Eintheilung, indem das dritte und vierte nur als ein Stück gerechnet werden können. Die Regelmässigkeit des Bildes wird dadurch etwas gestört, dass das

erste aufsteigende Stück, welches also dem aufsteigenden Schenkel nach der ersten Biegung (Fig. 158 u. f.) entspricht, nicht stets gerade dorsalwärts sich wendet wie in Fig. 165 (1), sondern oft in einem verschieden starken Bogen (z. B. Fig. 166 oder 168 1) oder fast horizontal liegt (Fig. 167 1), dass das zweite Stück ebenfalls nicht gerade cranio-caudal verläuft, sondern sich etwas winden kann. Die hufeisenförmige Schleife (der grösste Theil des in den Figuren mit 3 bezeichneten Stückes) dagegen tritt überall sehr deutlich hervor, auch wenn sie, wie es zuweilen der Fall ist, ihre Lage verändert, indem sie nicht ventralwärts ausgebogen ist, sondern medialwärts, z. B. in Fig. 167 (3) oder wie in Fig. 169 (3) derart gelagert ist, dass sie cranio-caudal gestellt ist. Bei der Durchmusterung der Querschnitte aber lassen sich die einzelnen Stücke immer leicht erkennen; solche Abweichungen, wie sie Fig. 169 zeigt, trifft man meist erst auf spätern Stadien an, und es ist deshalb möglich, dass sie durch die dann auftretenden Schlängelungen des Ganges und Zusammenschiebung der Vorniere secundär entstanden sind. Der Vornierengang (*vg*) ist auf den besprochenen Figuren durch einen dunklern Ton gekennzeichnet, gewöhnlich liegt er lateral dorsal; die Canälchen münden, je nach der Lage, von der Seite, von oben oder unten in denselben ein.

Die ersten beiden Canälchen weichen sowohl hinsichtlich der Art der Lagerung der Theile wie auch der Stärke der Ausbildung von den übrigen ab. Während diese im Bereich des Segments ziemlich nach allen Richtungen gleich sich entfalten, wachsen die beiden vordersten besonders in cranialer Richtung aus und kehren dann wieder nach hinten um. Die für die Darstellung der andern Canälchen angewandte Methode war hier deshalb ausgeschlossen, die Figg. 170, 171 und F, g (S. 48) sind in ähnlicher Weise wie die Reconstructionen Fig. 149 ff. durch Auftragen der Schnitte auf Millimeterpapier gewonnen worden. Anfangs liegen beide Canälchen zum Vornierengang wie die übrigen, dann aber tritt eine Knickung ein, deren Spitze nach vorn gerichtet ist und deren Schenkel dann weiter in dieser Richtung auswachsen. Das 1. Canälchen ( $vn_1$ ) zieht vom Nephrotom aus cranialwärts, um dann caudalwärts wieder umzubiegen und in den Gang sich fortzusetzen. Anfangs kann man, auch wenn das Canälchen schon functionirt (Fig. 170), nur das erste und zweite Stück der andern unterscheiden, von denen das erste den cranial ziehenden Schenkel der Schleife bildet, das zweite den caudal ziehenden, später aber tritt auch das dritte Stück auf, und da dieses

jetzt den caudalen fast allein bildet, die ersten beiden den cranialen, so hat offenbar noch ein Auswachsen des Stückes zwischen dem zweiten und dem Gang stattgefunden, und zwar cranialwärts, und hierbei das zweite Stück aus seiner frühern Lage verschoben (Fig. 171 I, 1—3). Das 2. Canälchen zeigt ähnliche Verhältnisse, nur dehnt es sich nicht so stark nach vorn aus, sondern die Windungen sind mehr nach der dorsalen Seite gerichtet, auch tritt das dritte Stück früher auf (Fig. 170, 171 II 1—3); das Canälchen erreicht aber niemals die Länge der folgenden. Wie die Figuren erkennen lassen, münden beide Canälchen nahe bei einander in den Vornierengang ein, und gewöhnlich ist (besonders Fig. 171) diese Stelle durch eine leichte Knickung deutlich gekennzeichnet.

### B. Entwicklung und Bau der Pronephridialkörper.

Bevor ich zur Darstellung des Baues der ausgebildeten Vorniere übergehe, muss ich noch eigenthümlicher Gebilde gedenken, welche zu der Vorniere durch ihre Lage in enger Beziehung stehen, in noch engerer als die Nebenniere zur Urnieren; denn sie sind derselben nicht wie diese eng angelagert, sondern in dieselbe eingelagert. Sie fallen auf Schnitten derart auf, dass sie auch bei schwacher Vergrößerung nicht zu übersehen sind. Da diese Körper nur im Bereich der Vorniere gefunden wurden, weder vor derselben noch hinter derselben, so bezeichne ich sie als „Pronephridialkörper“.

Es möge zuerst ihre Entwicklung betrachtet werden. Die erste Anlage habe ich bei Embryonen mit etwa 45 Segmenten, welche dem Stad. 16 und 17 entsprechen, getroffen; 8 Vornierenanälchen sind bereits angelegt und in Verbindung mit dem Vornierengang, das splanchnische Blatt ist jederseits bereits zur Anlage des Mesenteriums medianwärts vorgewachsen. Genau in der Medianebene erhebt sich das Entoderm etwas zwischen den beiden Falten des splanchnischen Blattes, aber nicht continuirlich für eine grössere Strecke, sondern nur an zerstreuten, hinter einander liegenden Stellen. Die erste derartige Stelle trifft man etwas hinter dem 1. Nephrotom, also etwa auf der Höhe des Anfangs des 5. Segments. Eine genauere Betrachtung (Taf. 3, Fig. 32 *vk*) lässt erkennen, dass hier das Entoderm mehrschichtig ist, einige Zellen nicht mehr an der Begrenzung der Darmhöhle Theil nehmen. Die Verdickung erscheint hier solide, im grössten Theil der Oberfläche abgerundet, an der Basis mit dem Entoderm innig verbunden. In andern, und zwar häufiger zu beobachtenden Fällen zeigen die Zellen dieser halbkugelförmigen Ver-

dickung eine deutlich radiäre Anordnung (Fig. 31 *vk*), und im Centrum ist auch ein kleines, aber deutliches Lumen erkennbar (Fig. 33 *vk*). Während in diesem Falle das Entoderm unterhalb der Verdickung eng zusammengeschlossen war, war in einem andern Falle (Fig. 34 *vk*) die Continuität durch einen Spalt unterbrochen. Diese Bilder lassen die Auffassung zu, dass diese Bläschen durch Abfaltung vom Entoderm entstehen; manchmal mag dieselbe verwischt sein und dann die Anlage als eine solide Wucherung erscheinen, in welcher erst später ein Lumen auftritt. Die Zellen der Bläschen unterscheiden sich in keiner Weise ausser in der durch die Anordnung bedingten Form von den Entodermzellen, sie sind kugelförmig, der Kern liegt etwa in der Mitte, Dotterkörner sind in wechselnder Zahl vorhanden, und besonders in der basalen Hälfte findet man grosse Vacuolen. Die Bläschen schnüren sich dann ganz vom Mutterboden ab (Fig. 34, 35 *vk*) und rücken dorsalwärts zwischen den Falten des splanchnischen Blattes hindurch in den Bereich der Vorniere, und zwar drängen sie sich zwischen die Nephrotome ein (Fig. 36 *vk*). Es legen sich bald Bindegewebszellen um dieselben und bilden eine dünne Kapsel (Fig. 30, 37, 42 *vk*). So lange die Vorniere erhalten bleibt, findet man auch diese Körper, sie bilden sich mit der Vorniere zurück. So zeigt sie Fig. 38 von einem Stad. 24, Fig. 30 und 39 vom Stad. 27, Fig. 40 vom Stad. 34, Fig. 46 vom Stad. 36, Fig. 37 vom Stad. 38 und Fig. 42 vom Stad. 42. Während der ganzen Zeit, von ihrer Loslösung vom Entoderm bis zum Beginn ihrer Rückbildung, zeigen sie nicht die geringsten Veränderungen. Sie können zwar in Bezug auf die Grösse stark variieren (z. B. Fig. 40 u. 41), wieweil die kleinern seltener vorkommen, sie können auch durch den Mangel oder das Vorhandensein eines centralen Lumens sich unterscheiden (z. B. Fig. 38—41), auch die Zahl der Zellen, welche das Bläschen zusammensetzen, kann wechseln, selbst bei ziemlich gleich grossen, z. B. Fig. 39 und 41, und je nach dem ändert sich auch etwas die Form, indem, wenn wenige Zellen vorhanden sind, sie die Form abgestumpfter Kegel annehmen, aber diese Unterschiede bilden sich nicht erst später aus, sondern sind schon im Anfang ihrer Bildung vorhanden.

Die Zahl der Pronephridialkörper kann variieren zwischen 4 und 12. Auf spätern Stadien habe ich manchmal auch nur 2 gefunden, doch ist es nicht ausgeschlossen, dass, da die Vorniere bereits sich in Rückbildung befand, einige schon verschwunden waren. Ebenso wechselt auch ihre Lage. Auch dort, wo 12 vorhanden

waren, habe ich sie nur in dem Gebiet vom 1. bis zum 6. Nephrotom gefunden, niemals caudalwärts über die Grenze des letztern hinaus. Sie liegen stets zwischen den Nephrotomen, aber hier bald mehr dorsal, bald mehr ventral. In Fig. 30 (*vk*) liegen die dorsal gelegenen zwischen den Nephrotomen auf einer Höhe, doch zeigen sie sonst eine derartige Regelmässigkeit nicht. Es kann zwischen zwei Nephrotomen auch nur eines sich finden, es können aber auch zwei und selbst drei und dann über einander oder neben einander und in verschiedenen Entfernungen von einander liegen, z. B. Fig. 30, 37, 42 *vk*.

Es ist sicher, dass die Gebilde unpaar entstehen, und es ist wahrscheinlich, dass sie nicht segmental auftreten. In einigen Fällen schien es zwar so, und man könnte annehmen, dass später Verschiebungen eintreten, aber es ist doch auffallend, dass keins in den hintern Segmenten der Vorniere zu finden ist, immer nur im Bereich des 4. bis zum 9. Segment. Ebenso erscheint es mir ausgeschlossen, dass nachträglich noch eine Vermehrung durch Theilung der zuerst entstandenen eintritt. Für beide Annahmen finde ich in meinen Präparaten keine Stütze. Am wahrscheinlichsten ist es mir deshalb, dass sie nicht segmental auftreten, sondern in der bestimmten Zone des Entoderms in unregelmässigen Abständen hinter einander und dass sie später in Gruppen zusammengelagert werden.

Dass diese Pronephridialkörper rudimentäre Gebilde sind, geht wohl aus der schwankenden Zahl und aus ihrer Rückbildung vor Beendigung der Entwicklung hervor, aber ihre Bedeutung ist mir räthselhaft. In der Literatur habe ich keine Angaben über Bildungen gefunden, welche mit ihnen in Beziehung gebracht werden könnten. Mit den Interrenalorganen, den Suprapericardialkörpern und andern sog. Epithelkörperchen haben sie sicher nichts zu thun; dagegen spricht der Ort der Entstehung, ihre unpaare Natur oder ihre Herkunft vom Entoderm. Am ehesten wird man wegen der ähnlichen Entstehung an Beziehung zur Subchorda oder zum dorsalen Pankreas denken, doch ist die erstere bereits auf frühern Stadien gebildet, auch im Bereich der fraglichen Körper (z. B. Fig. 32 *sch*); dagegen fällt die Anlage des dorsalen Pankreas in diese Zeit, und weiter liegt sie in nächster Nähe, nämlich hinter denselben. Doch kann hierüber nur eine genaue Untersuchung der Anlage des Pankreas entscheiden, ob nach dieser Richtung die Bedeutung der Körper zu suchen ist.

Für *Ichthyophis* erwähnt SEMON (91) nichts von solchen Körpern;

auch ich habe bei den wenigen Embryonen, welche mir von diesen Stadien zur Verfügung standen, nichts Sicheres finden können, doch möchte ich damit ihr Fehlen noch nicht für nachgewiesen halten, weil die Conservirung (Chromsäure) die Zellen zu wenig differenzirt zeigte.

### C. Der Bau der fertigen Vorniere.

Die Bildung der Vorniere ist als beendet zu betrachten etwa auf dem Stad. 25, auf welchem noch nicht die volle Zahl der Segmente gebildet ist. Wie aus der Darstellung der Entwicklung hervorgeht, besteht die fertige Vorniere von *Hypogeophis rostratus* jederseits aus segmental angeordneten Abschnitten, welche durch den gemeinsamen Ausführungsgang, den Vornierengang, mit einander verbunden sind, im Uebrigen aber — von einigen wenigen Fällen jetzt abgesehen — gegen einander vollständig gesondert sind. Die Zahl der Abschnitte kann 12 betragen, und zwar gehören sie dem 4. bis zum 15. Segment incl. an; die geringste Zahl, in der sie vorkommen, beträgt 8. Sie liegen jederseits vom Mesenterium und von der Aorta, zwischen und zum grössten Theil ventral von den hintern Cardinalvenen, an der dorsalen Wand der Leibeshöhle. Wenn auch die einzelnen Abschnitte von einander gesondert sind, so bilden sie zusammen ein Ganzes, und ohne genaues Verfolgen der Serie ist es nicht möglich, die Grenzen sicher zu bestimmen.

An jedem Abschnitt der Vorniere kann man, so weit sie nicht, wie gewöhnlich die hintersten, rudimentär ausgebildet sind, unterscheiden, entsprechend der Reihenfolge ihrer Entstehung: 1) die Vornierenkammer (BALFOUR), wie jetzt das Nephrotom besser bezeichnet wird, 2) das Vornierenanälchen und 3) die Peritonealverbindung. Die genauere Beschreibung der Gefässe, welche zur Vorniere in enger Beziehung stehen, werde ich in einem besondern Capitel geben, hier nur die Glomeruli berücksichtigen. Ebenso kann ich die Pronephridialkörper übergehen, da sie schon genügend beschrieben sind. Es wäre weiter noch die Vornierenkapsel, das Bindegewebe hinzuzufügen, welches alle Theile verbindet und in welchem die Gefässe verlaufen.

Von den genannten Theilen sind die Kammer und das Canälchen ganz aus dem segmentirten Mesoderm hervorgegangen; an der Bildung der Wände der Peritonealverbindung ist vielleicht, wie sich zeigen wird, eine Betheiligung auch des unsegmentirten nicht auszuschliessen.

a) Die Vornierenkammer. Während dieselbe auf vorgeschrittenen Stadien ihrer Entwicklung im Allgemeinen die Form eines hohlen, 8wandigen Raumes hatte (z. B. Textfig. E, Fig. 158—161, Taf. 10 u. 11, und Fig. 172, Taf. 12), ist in der fertigen Vorniere eine so regelmässige Gestalt selten zu finden. Fig. 42 zeigt einen solchen Fall, in welchem der Querschnitt ein Viereck darstellt, gewöhnlich aber sind die Kammern bedeutend höher als breit, wie der Längsschnitt Fig. 30 es zeigt, und ausserdem stehen sie nicht mehr vertical, sondern sind schräg gestellt derart, dass jedes vom nächst folgenden dachziegelförmig überdeckt wird. Querschnitte schneiden daher gewöhnlich zwei Kammern an, die über einander gelegen sind; von ihnen gehört natürlich die dorsale dem nächst hintern Segment an (Fig. 28, 29, 36, 37). Ferner wird die Gestalt wesentlich modificirt durch die Glomeruli. Die hohlen Sprosse, welche die Aorta intersegmental nach jeder Seite aussendet, entspringen an der ventralen Seite nahe der Mitte und können auch mit einem kurzen, gemeinsamen Stamm (Fig. 37) beginnen, doch tritt dann stets eine Theilung ein, je ein Vas afferens führt zu dem Gefässnetz, welches über die Wände der Kammer, besonders über die mediale und vordere, niemals über die laterale sich ausbreitet (Fig. 29, 37, 42, 30 *gl*), und so viel ich feststellen konnte, führt auch nur ein Vas efferens aus dem Glomerulus wieder aus und mündet in das Geflecht, das die Cardinalvene zwischen den Windungen des Canälchens bildet, ein. Die Gefässe, welche man in Fig. 29 und 37 auf der lateralen Seite der Kammern sieht, gehören dem Venengeflecht an. Die beiden Glomeruli sind freilich in der fertigen Vorniere, da sie in dem kleinen Zwischenraum zwischen den medialen Wänden der benachbarten Kammern neben einander liegen, nicht aus einander zu halten, die Paarigkeit lässt sich hier nur aus den beiden zuführenden Gefässen erschliessen. Durch die Glomeruli werden nun die betreffenden Wände der Kammer unregelmässig und verschieden stark eingebuchtet, so dass das Lumen derselben ein sehr vielgestaltetes wird und die Querschnittsbilder sehr wechseln. Selten trifft man fast glatte Wände, wie in Fig. 42. Aber wie auch die Form der Kammern wechseln mag, niemals tritt, wie ich auf Grund sehr vieler Prüfungen sagen kann, eine Vereinigung von zwei Kammern ein, die Wände bleiben stets geschlossen.

Auch das Epithel hat sich verändert. Die cubischen Zellen, welche die Wände des Nephrotoms auf den letzten Stadien der Entwicklung besaßen, haben sich völlig abgeflacht, derart, dass die

Wände nur dünne, einfache Membranen darstellen, welche nur an den Stellen, an welchen die Kerne liegen, aufgetrieben erscheinen und die Zellwände erkennen lassen. Den Membranen sind die Gefäße des Glomerulus eng angelagert (Fig. 28—30, 35—37, 42 *n*).

b) Das Vornierencanälchen. Das Canälchen entspringt aus der lateralen Wand der Kammer und zwar nahe der ventralen hintern Ecke. Von hier wendet es sich zuerst in einem Bogen dorsal- und cranialwärts (erstes Stück), kehrt dann caudalwärts zurück, wobei es gewöhnlich sich etwas windet (zweites Stück), bildet dann in der hintern Hälfte des Segments eine hufeisenförmige Schleife (drittes Stück) und geht hierauf in ein meist kurzes, etwas gewundenes Endstück über (viertes Stück), das in den Vornierengang einmündet. Es wurde schon erwähnt, dass diese Eintheilung, welche auf die Ausbildung und Lage der Theile Rücksicht nimmt, nicht ganz zusammenfällt mit einer auf die histologische Verschiedenheit gegründeten, indem das dritte und vierte Stück histologisch sich gleich verhalten. Am functionirenden Canälchen kann man mithin nur drei Stücke unterscheiden, die als erstes, zweites und drittes, in den Figuren mit 1, 2, 3 bezeichnet werden.

Das erste Stück (Fig. 165—171 1, Fig. 28 u. 29 1) ist ziemlich kurz, es ist, wie schon erwähnt wurde, meist gebogen und wendet sich Anfangs lateralwärts, dann cranial- und dorsalwärts (Fig. 163—166, 168 u. 169), selten, z. B. Fig. 167, verläuft es fast horizontal. Es hat ein enges Lumen, die Zellen sind schmal, cylinderförmig, ihr Kern liegt mehr in der distalen Hälfte; eine jede Zelle trägt auf der Mitte ihrer Oberfläche eine lange Geißel, welche distalwärts, also in der Richtung zum Vornierengang schlägt (Fig. 18 *vn*<sub>6</sub>, 15 *vn*<sub>1</sub>, 17 *vn*<sub>2</sub>, 21 *vn*<sub>3</sub>, 19 *vn*<sub>4</sub>). Die letzten ragen in das Lumen des zweiten Stückes pinselförmig etwas hinein (Fig. 22, 163—171). Das Epithel setzt sich an der etwas erweiterten Oeffnung auf die laterale Kammerwand noch etwas fort, an Höhe dabei abnehmend, doch sind die Ränder deutlich erkennbar (z. B. Fig. 29, 21 *ntr*). Diese Oeffnung der Kammer, welche in das Canälchen führt, ist mithin trichterförmig gestaltet, ich bezeichne diesen Trichter als „Nephrotomaltrichter“.

Das zweite Stück des Canälchens ist ebenso wie das erste von keiner grossen Ausdehnung; es ist in der Regel etwas gewunden und verläuft gewöhnlich in der vordern dorsalen Hälfte des Segments. Der Uebergang vom ersten in das zweite Stück (in den Figg. 165—171 u. Fig. 28 mit 2 bezeichnet und durch Punktirung der Wände gekennzeichnet) ist stets ein unvermittelter. Gewöhnlich erweitert sich das

Lumen bedeutend (Fig. 28), aber die Grenze findet am meisten ihren Ausdruck im Wechsel der histologischen Structur der Zellen (Fig. 22 bis 24). Sie besitzen niemals Geisseln, sie sind viel grösser, etwas höher als breit. Der Kern liegt stets nahe der Basis der Zellen. An der Peripherie findet man eine schmale Zone von feinen, dicht gelagerten Körnchen, welche in der Mitte basalwärts einen Zapfen bilden kann und welche vom übrigen Theil der Zelle scharf abgesetzt erscheint. Das Protoplasma zeigt Längsstreifung, eine Anordnung von kleinen Körnchen in Strängen, die von der Basis zur Peripherie ziehen. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass die periphere Körnchenzone dem bekannten Bürstenbesatz und die streifige Structur einer Stäbchenstructur gleich zu setzen sind, dass sie aber durch die Einwirkung der Reagentien verändert sind. Darauf dürfte auch das Netzwerk, welches das Lumen des Canälchens ausfüllt und in ausgetretenen Tropfen seine Ursache hat, zurückzuführen sein. Was die Zellen dieses zweiten Stückes am meisten charakterisirt und auch bei schwacher Vergrösserung ihre Zugehörigkeit zu diesem Theil bestimmen lässt, sind gröbere, stark lichtbrechende, mit Eosin sich färbende, unregelmässig geformte Körner. Sie können die Zelle derart ausfüllen, dass der Kern fast von ihnen verdeckt erscheint, in manchen Zellen sind sie fast gar nicht vorhanden; diese Verschiedenheit dürfte vielleicht in verschiedenen Secretionszuständen ihren Grund haben. Immer aber habe ich sie, so lange die Vorniere functionirt, in diesem Stück gefunden, sie treten erst auf, wenn diese zu functioniren anfängt, und sie finden sich nicht in den Canälchen, welche rudimentär ausgebildet sind und nicht functioniren.

Das dritte Stück (in den Figg. 165—169, 29 mit 3 bezeichnet) bildet den grössten Theil des Canälchens, zu ihm gehört die Schleife und das Endstück. Die Zellen desselben (Fig. 24, 29) zeigen die gleiche periphere Zone von feinen Körnchen und auch die Längsstreifung des Protoplasmas, sie sind in so fern also den Zellen des vorigen Stückes gleich. Sie unterscheiden sich von ihnen aber dadurch, dass der Kern gewöhnlich mehr der Mitte zu liegt (Fig. 29), die Grösse der Zellen geringer und das Lumen etwas weiter ist [vgl. Fig. 23 mit Fig. 24, 28 (2) mit 29 (3)], und besonders dadurch, dass die gröbern Secretkörner ganz fehlen. Dieser letztere Unterschied ist in allen Vornieren vorhanden, kann also nicht der Conservirung zugeschoben werden.

Auch der Vornierengang zeigt im Bereich der Vorniere, besonders im vordern Abschnitt, keine wesentlichen histologischen Ver-

schiedenheiten vom dritten Stück des Canälchens; man findet sowohl (Fig. 29 *vg*) die periphere Körnchenzone wie auch die Längsstreifung, wenn auch gewöhnlich in weniger scharfer Ausbildung; die letztere kann auch ganz fehlen. Auch ein Netzwerk ist im Lumen des Ganges anzutreffen. In dem hinter der Vorniere gelegenen Theil sind diese Differenzirungen nicht zu finden, die Zellen sind hier niedriger. Geisseln fehlen sowohl den Zellen des Ganges als auch denen des zweiten und dritten Stückes auf allen Stadien.

Der Vornierengang verläuft Anfangs ziemlich gerade nach hinten und liegt dann dorsal an der lateralen Seite der Vorniere, später treten Schlängelungen auf, und wegen der ähnlichen histologischen Structur der Zellen ist es dann oft nur dadurch möglich, ihn unter den vielen Durchschnitten von Canälen sicher zu ermitteln, dass man die Einmündungsstellen der Canälchen feststellt. Nur das erste und zweite Stück sind stets leicht aufzufinden.

Der verschiedene Bau des Ganges im vordern und im hintern Theil könnte zu einer Unterscheidung und besondern Bezeichnung derselben veranlassen, wie es von andern Autoren geschehen ist. So unterscheiden RÜCKERT (88), FIELD (91), FELIX (97), HATTA (1900) u. A. denjenigen Theil des Ganges, welcher durch die Vereinigung der distalen Enden der Vornierencanälchen entsteht, als Sammelrohr von dem hintern, der durch freies Auswachsen oder, wie FIELD und FELIX annehmen, vom Mesoderm aus entsteht. Diese Verschiedenheit der Entstehung ist für *Hypogeophis* zur Eintheilung des Ganges nicht zu verwenden, weil man dann die Grenze des Sammelrohrs und des eigentlichen Ganges in das Gebiet der Vorniere verlegen müsste, da ja die hintern Canälchen an der Bildung des Ganges keinen Antheil haben. Für mich ist dieses Merkmal um so weniger entscheidend, als ich die Entstehung des hintern Abschnitts durch freies Auswachsen für secundär halte, ursprünglich alle Canälchen der Vorniere und der Urnieren an seiner Bildung betheiligte gewesen sind. Aber auch die Verschiedenheit des histologischen Baues scheint mir nicht wichtig genug zu sein, um darauf hin den Gang in Theile zu sondern, zumal die Grenze überhaupt keine scharfe ist und sich je nach der Zahl der functionirenden Canälchen verschieben kann. Als Vornierengang bezeichne ich deshalb den ganzen gemeinsamen Gang von der Einmündung des 1. Canälchens bis zur Verbindung des Ganges mit der Cloake.

c) Die Peritonealverbindung. Die Peritonealverbindung wird, wie schon gezeigt wurde, in den meisten Segmenten für eine

kurze Zeit verschlossen (vgl. Fig. 158, 166 *ptr*), im 4. bleibt sie stets offen, aber auch in einigen andern dürfte sie dauernd offen bleiben. Beispiele hierfür dürften sein Fig. 159, 160 *ptr*, welche Stadien entnommen sind, in denen die Verbindung zum grossen Theil aufgehoben ist. Sie stellt meist einen kurzen, geraden Canal dar, nur auf ältern Stadien kann derselbe lang werden (z. B. Fig. 20). Er geht von der Leibeshöhle aus auf der Grenze zwischen dem somatischen und splanchnischen Blatt, zieht dann etwas schräg aufwärts zur Kammer und mündet in diese in der ventralen Wand nahe dem lateralen Rande ein entweder auf derselben Höhe, auf welcher der Nephrotomaltrichter liegt, oder etwas vor demselben. Ob die Zellen des Canals der Kammer allein oder der Seitenplatte allein oder beiden zuzurechnen sind, ist schwer mit Sicherheit zu entscheiden. Der grösste Theil des Canals gehört sicher der Kammer an, aber ich möchte auch eine geringe Betheiligung der Seitenplatte nicht ganz ausschliessen. Dafür spricht, dass im Falle der Aufhebung der Verbindung, z. B. Fig. 158, 161, sowohl die Wand der erstern an der betreffenden Stelle verdickt ist wie auch die der letztern, manchmal trifft man sogar eine kleine Einsenkung. In andern Fällen freilich, z. B. Fig. C, d, scheint der Zellenstrang *ptv*<sub>7</sub> eher der Kammer allein zuzurechnen zu sein. Weiter werde ich bestärkt in meiner Auffassung durch Beobachtungen, welche mir Fälle abnormer Ausbildung der Verbindung geben; auf diese werde ich später eingehen.

Das Lumen des Peritonealcanals ist eng, die Zellen sind ebenso wie diejenigen des ersten Stückes des Canälchens cylinderförmig, und jede von ihnen trägt eine lange Geissel auf der Mitte ihrer Oberfläche. Dieselben schlagen von der Leibeshöhle nach der Kammer. Sie treten auf etwa dem Stad. 20 (Fig. 163) gleichzeitig mit den Geisseln des Canälchens auf oder, wie es manchmal, z. B. Fig. 18, der Fall zu sein scheint, etwas später, jeden Falls geraume Zeit vor dem Ende der Ausbildung des Canälchens. Auch hier setzt sich das Geisselepithel sowohl an der äussern wie an der innern, etwas erweiterten Oeffnung des Canals eine Strecke weit auf die Wand der Leibeshöhle bzw. Kammer fort, und die Oeffnungen sind trichterförmig gestaltet (Fig. 18, 21 *ptr*<sub>a</sub> u. *ptr*<sub>i</sub>). Die beiden Trichter des Canals unterscheidet ich als den „äussern Peritonealtrichter“, welcher aus der Leibeshöhle in den Canal führt, und als den „innern Peritonealtrichter“, welcher die Oeffnung in der Kammerwand bildet. Diese scharfe Unterscheidung des Peritonealcanals von dem Canälchen wird in erster Linie durch die gesonderte Entwicklung beider be-

gründet. Wie die Darstellung gezeigt hat, ist das Canälchen ein Divertikel der Anfangs dorsalen, später, nach Aufrichtung der Urwirbel, lateralen Wand des Nephrotoms, der Peritonealcanal ist dagegen die alte Peritonealverbindung zwischen Urwirbelhöhle und Leibeshöhle und geht von der Anfangs lateralen, später ventralen Wand des Nephrotoms aus. Weiter geht die Unabhängigkeit beider hervor aus der verschiedenen Lage zu einander, indem der Peritonealcanal in die Kammer bald mehr vorn, bald mehr hinten einmünden kann, das Canälchen dagegen seine Lage nicht verändert. Endlich wird diese Auffassung begründet damit, dass der Peritonealcanal sich zeitweise schliesst und später wieder öffnet, vollständig selbständig, unabhängig vom Canälchen sich ausbildet.

Die Einmündung des Canals in die Kammer an verschiedenen Stellen erklärt nun auch die Mannigfaltigkeit, welche in der fertigen Vorniere der Nephrotomal- und der innere Peritonealtrichter in ihrer Lage zu einander zeigen. Als das eine Extrem kann man hinstellen den Fall, in welchem die Trichter entsprechend der Entwicklung von einander getrennt bleiben; im Innern der Kammer findet man dann zwei Oeffnungen, von denen die eine, die vordere und untere, in den Peritonealcanal, die andere, die hintere und obere, in das Canälchen führt (z. B. Fig. 162, 167, 28, 29). Auf Querschnitten trifft man dann entweder den Nephrotomaltrichter mit dem ersten Stück des Canälchens und den äussern Peritonealtrichter mit einem Theil des Canals über einander, oder aber man trifft nur einen (Fig. 28). Aber auch in diesem Falle zeigen die beiden Trichter schon eine engere Beziehung zu einander, indem ihre Ränder an einander stossen und das Geisselepithel beider continuirlich in einander übergeht; weiter erkennt man auch, dass die Geisseln des innern Peritonealtrichters nach dem Nephrotomaltrichter zu schlagen (z. B. Fig. 28). Wenn dadurch, dass der Peritonealcanal auf gleicher Höhe in die Kammer einmündet, auf welcher das Canälchen von dieser ausgeht, die beiden Trichter noch mehr genähert werden, so verschmelzen dieselben — und dies ist die Regel — mehr oder weniger weit zu einem einzigen (Fig. 19, 21, 163, 165, 168); es findet sich dann in der hintern lateralen Ecke der Kammer nur eine breite Oeffnung, welche in zwei Gänge führt. Senkt sich dieselbe etwas tiefer ein, so entsteht ein kurzer, gemeinsamer Gang, der sich dann in zwei theilt. Die Geisseln des Peritonealcanals schlagen jetzt direct nach dem Canälchen. In vielen Fällen — und dann hat man das andere Extrem — kann das Verhältniss sich so gestalten, dass der Peritonealcanal nur als ein Seitenspross des Canälchens erscheint, oder

dass der letztere von der Leibeshöhle auszugehen und einen Nebenast zur Kammer zu senden scheint (z. B. Fig. 168, 169). Diese Auffassung ist sicher falsch. Möglich wäre es auch, dass die letzt erwähnte Verbindung in der Weise entstanden ist, dass der Peritonealcanal, welcher ja (z. B. Fig. 29) nahe am ersten Stück des Canälchens vorbeizieht, in dieses secundär durchgebrochen wäre. Doch habe ich hierfür keinen Anhalt in meinen Beobachtungen gefunden.

Auf Grund eines sehr ausgedehnten Studiums möchte ich die obige Auffassung in Bezug auf die Bildung des einen gemeinsamen Stücks für die richtige halten. Danach hat dasselbe seinen Anfang gehabt in der engen Aneinanderlagerung der beiden Trichter; indem die beide Oeffnungen trennende Zwischenwand sich eingesenkt hat, ist ein gemeinsamer Trichter und schliesslich ein gemeinsames Stück entstanden. An der Bildung desselben sind also beide Trichter betheilig, und daher ist die eine Hälfte dem Nephrotomaltrichter, die andere dem innern Peritonealtrichter zuzurechnen. Mag diese Ansicht nun richtig sein oder nicht, auf jeden Fall ist das zweifellos, dass beide Trichter nach ihrer Entwicklung nichts mit einander zu thun haben, dass auf keinen Fall der Peritonealcanal als ein Theil des Canälchens, sei es als Anfangsstück, sei es als ein Nebenast aufgefasst werden kann. Ihre engen Beziehungen zu einander bilden sich erst secundär aus.

Peritonealtrichter fehlen stets dem 1. Vornierensegment. Der eine Trichter, welcher hier vorhanden ist, kann, weil er den Eingang zum Canälchen bildet und in der lateralen Wand der Kammer liegt, nur als Nephrotomaltrichter aufgefasst werden. Wie Fig. 15, 16, Fig. 181 zeigen, kann das Trichterepithel sich eine Strecke weit bis zum lateralen Rande der Kammer fortsetzen, so dass der Trichter sowohl der Kammer wie der Leibeshöhle zugewandt ist, und so die Function eines äussern Peritonealtrichters mit übernehmen. Es kann auch fast der ganze Trichter etwas lateralwärts und dann fast allein gegen die Leibeshöhle gewandt sein, wie es in ähnlicher Weise die gleich zu besprechende Fig. 17 vom 2. Nephrotomaltrichter darstellt. Dass die Peritonealtrichter fehlen, erkläre ich mir aus der starken Aufweitung der Peritonealverbindung durch das splanchnische Blatt. Zuweilen kann auch im 2. Segment die Verbindung keine Trichter entwickeln, z. B. Fig. 17, obwohl hier die Kammer wie gewöhnlich ausgebildet ist. Nur ist hier die Verbindung breit und kurz, und der Nephrotomaltrichter ist so gestellt, dass er sowohl der Kammer wie der Leibeshöhle zu geöffnet ist. Doch bildet dieser Fall eine seltene

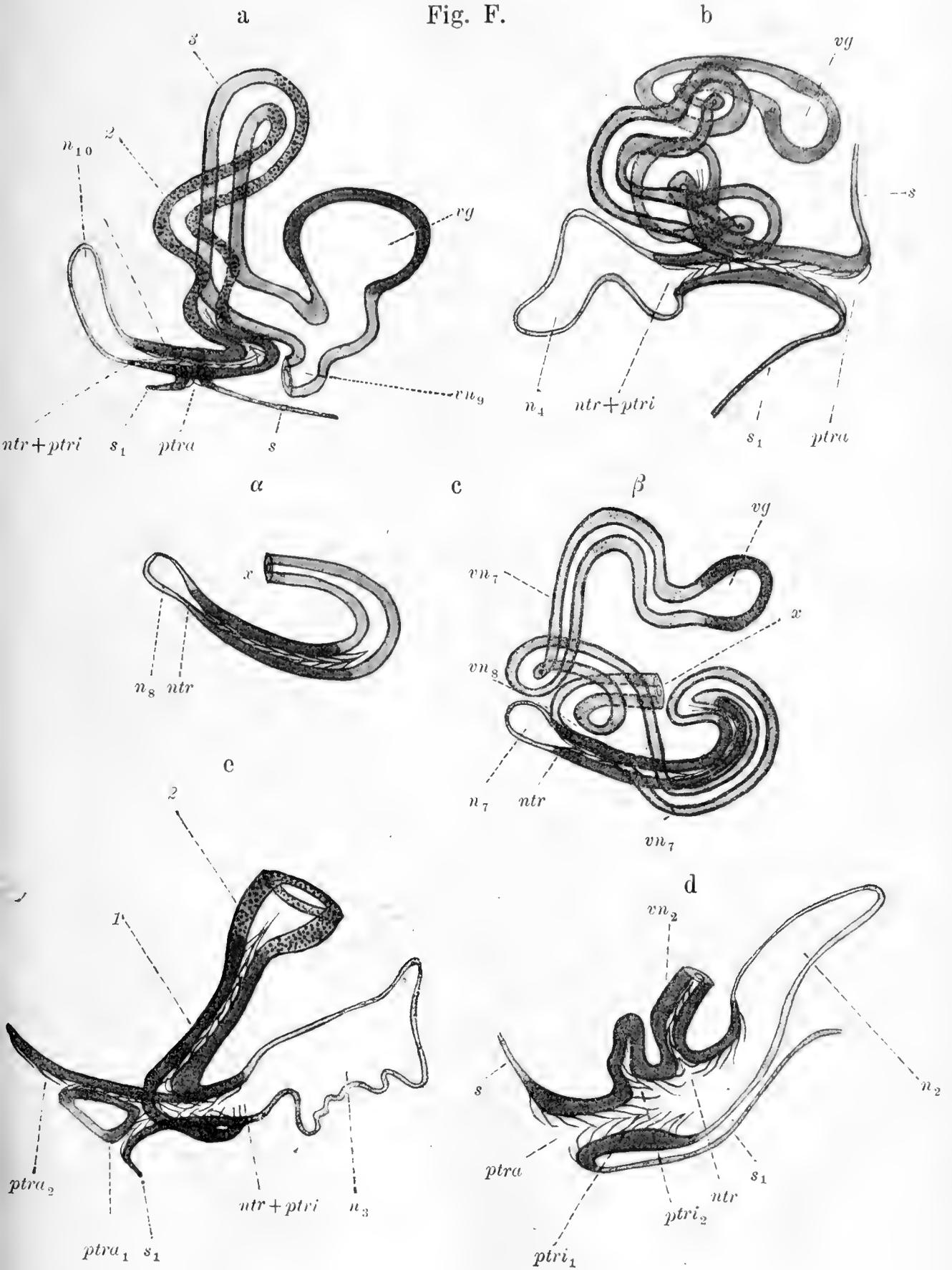
Ausnahme, gewöhnlich ist hier der Peritonealcanal genau so gestaltet wie in den folgenden Segmenten.

In einem Fall habe ich eine Peritonealverbindung vollständig vermisst (Fig. 166); die Kammer — es ist die 4. — und das Canälchen waren ganz normal ausgebildet. Er dürfte sich in der Weise erklären, dass die Verbindung nach dem Verschluss nicht, wie es gewöhnlich der Fall ist, sich wieder geöffnet hat. Es waren die betreffenden Stellen in den Wänden der Kammer und der Leibeshöhle auch nicht durch eine Verschiedenheit der Zellen gekennzeichnet. Einen Nephrotomaltrichter habe ich ohne Ausnahme bei allen functionirenden Canälchen angetroffen, auch niemals mehr als einen. Nur in einem Fall (Fig. F, h *ntr*<sub>8</sub>) schien der Trichter verschlossen zu sein, und der Peritonealcanal schien direct in das Canälchen weiter zu führen, doch ist es möglich, dass die Wände nur stark mit einander verklebt waren und daher nichts von den Geisseln erkennen liessen.

Bevor ich auf die Darstellung weiterer Fälle, in welchen die Peritonealverbindung abweichend gestaltet ist, eingehe, mögen noch zwei erwähnt werden, in denen zwei Canälchen, welche benachbarten Segmenten angehörten, mit einander communicirten. In dem einen Fall (Fig. F, a) mündete das 9. Canälchen (*vn*<sub>9</sub>) in das 10. kurz vor der Einmündung in den Gang, in dem andern Fall dagegen (Fig. F, c  $\alpha$  u.  $\beta$ ) das kurze 8. (*vn*<sub>8</sub>) in das dritte Stück des 7. (*vn*<sub>7</sub>, verbinde  $\alpha$  mit  $\beta$  bei *x*) noch eine grosse Strecke vor dem Uebergang des letztern in den Gang. Beide Fälle sind vielleicht in der Weise entstanden, dass das eine Canälchen beim Auswachsen gegen den Gang, noch bevor es diesen erreichte, das vorhergehende getroffen und sich mit ihm vereinigt hat; ist diese Vereinigung nahe der Einmündungsstelle in den Gang in beiden Fällen erfolgt, so müsste dann das Stück zwischen dieser Stelle und dem Gang im zweiten Falle noch weiter ausgewachsen sein. In dem ersten Fall sind beide Canälchen gleich stark entwickelt, im zweiten ist das 8. in der Ausbildung weit zurückgeblieben.

Als Abweichung, welche an sonst typisch ausgebildeten Vornierenabschnitten gefunden wurde, ist ferner zu nennen das Vorkommen von überzähligen Peritonealtrichtern. Aehnliches ist auch bei *Amphioxus*, *Myxine* und bei den *Ganoiden* festgestellt worden, hier aber als ein normales Vorkommen. Ich glaube aber nicht, dass diese bei *Hypogeophis* ebenso zu beurtheilen sind. Denn dafür kommen überzählige Trichter zu selten vor, die unten beschriebenen

Fig. F.



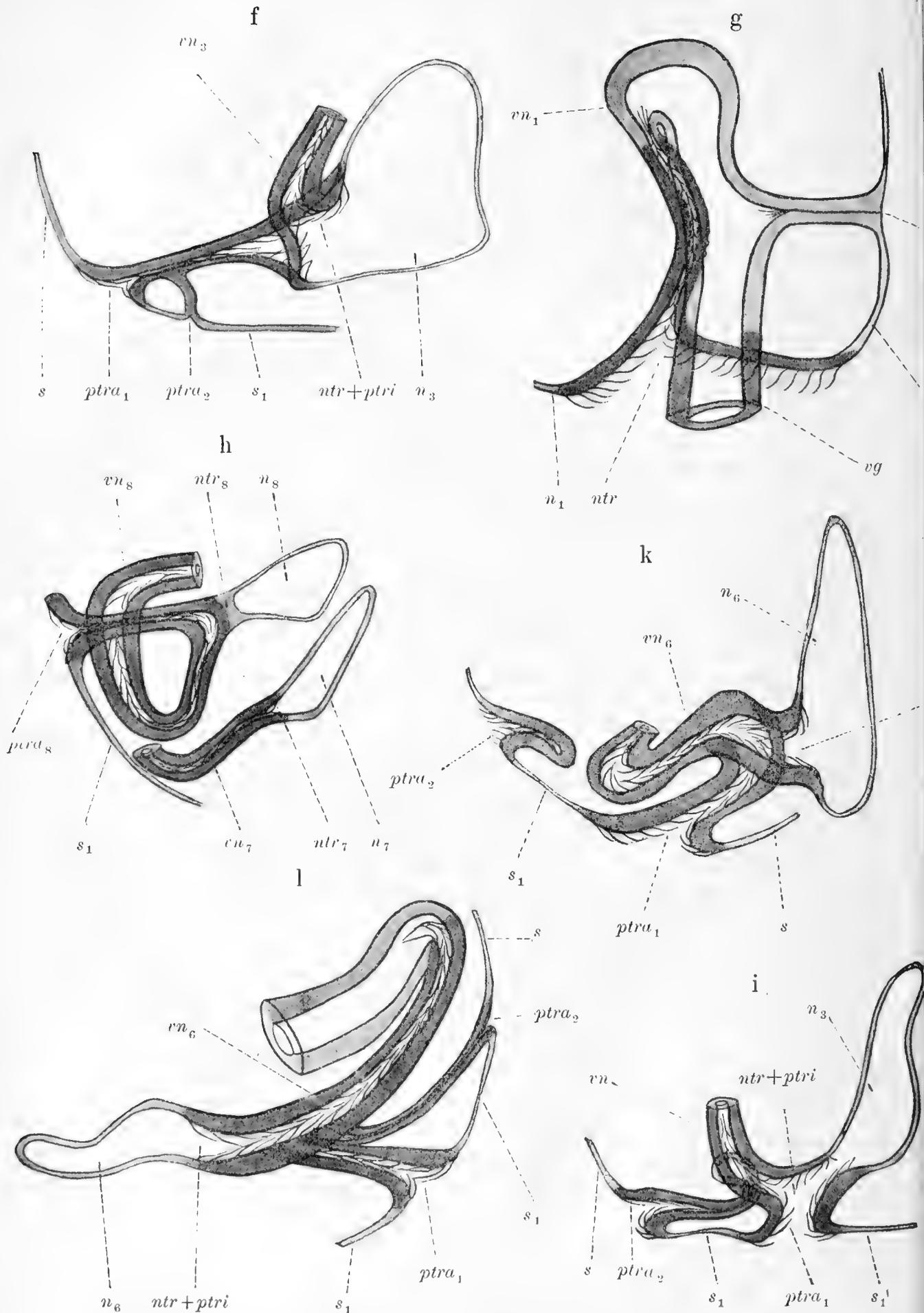


Fig. F, a—l. Rekonstruktionen von Vornierenabschnitten aus Querschnitten. 240 : 1.

Fälle sind trotz der Durchmusterung einer sehr grossen Zahl von Vornieren, fast alle, welche ich gefunden habe; weiter functionirte ein Theil von ihnen nicht. Die Figg. F, e, l, f, i und h zeigen solche Fälle. In denselben sehen wir ausser dem gewöhnlichen noch einen 2. Peritonealcanal (*ptr<sub>a2</sub>*), welcher etwas lateralwärts, getrennt vom andern, vom Peritoneum (*s*) ausgeht und in diesen einmündet, entweder (Fig. F, e) eine Strecke vor dem innern Peritonealtrichter (*ptr<sub>i</sub>*) oder in diesen (Fig. F, l) oder endlich den andern Canal überhaupt nicht erreicht, sondern blind endigt (Fig. F, i, Fig. 27 und Fig. F, h *ptr<sub>a2</sub>*). Weiter kann noch der Unterschied vorhanden sein, dass er zwar mit dem andern verbunden, aber solide ist (Fig. F, f). Dann möchte ich noch folgenden Fall anreihen, welcher etwas anders gestaltet ist. In Fig. F, d geht nicht von der Leibeshöhle, sondern vom Peritonealcanal ventral vom Nephrotomal- und innern Peritonealtrichter (*ntr* und *ptr<sub>i</sub>*) noch ein kurzer, blind endender, mit Geisselzellen ausgekleideter Canal ab. Auch diesen möchte ich für einen überzähligen Peritonealcanal halten. Wichtig ist es noch zu bemerken, dass in allen Fällen nur ein überzähliger Canal gefunden wurde.

Wenn diese secundären Canäle offen sind, besitzen sie ein ganz gleiches Epithel von cylinderförmigen Geisselzellen wie der primäre. Eigenthümlich ist die Ausbildung in dem Fall Fig. F, i, welchen Fig. 27 bei stärkerer Vergrösserung wiedergiebt. Hier geht der secundäre Canal in eine dünnwandige, mit Plattenepithel ausgekleidete kuglige Blase über. Die Entstehung dieser überzähligen Bildungen und ihrer verschiedenen Ausbildung kann ich mir nur in folgender Weise erklären. Wie gezeigt wurde, wird die primäre Verbindung zwischen Urwirbel- und Leibeshöhle zeitweise verschlossen, aber es bleibt ein verschieden stark ausgebildeter Contact zwischen den benachbarten Wänden bestehen. Er kann darin bestehen, dass sowohl die Kammerwand wie die der Leibeshöhle eine Verdickung oder auch Einbuchtung zeigt. In den meisten Fällen öffnet sich an dieser Stelle die Verbindung wieder, und die beiden Einsenkungen werden sich mit einander zu einem Canal vereinigen. Wenn aber der Contact aufgehoben würde und auch noch eine leichte Verschiebung der Wände stattfände, so wäre es möglich, dass die beiden Einbuchtungen beim Auswachsen an einander vorbeiwachsen. Die der Kammerwand würde an einem andern Punkt in die Leibeshöhle sich öffnen, die Einbuchtung des Peritoneums dagegen würde entweder die erstere treffen und sich mit ihr vereinigen,

dann wäre der Fall der Fig. F, l, f, e eingetreten, oder aber sie trifft sie nicht und endet blind wie in Fig. F, d, h. Dabei kann das blinde Ende sich noch blasig erweitern (Fig. F, d), eine Erscheinung, welcher wir auch bei den rudimentär ausgebildeten Canälchen wieder begegnen werden. Es könnte auch der umgekehrte Fall eintreten, dass die Ausbuchtung der Kammerwand blind endet, und es würde dann ein Bild wie Fig. F, i entstehen. Für diese Erklärung spricht die Thatsache, dass stets nur ein überzähliger Trichter vorhanden ist. Eine andere wäre möglich, wenn man annehmen könnte, dass sich der primäre Canal getheilt hätte. Indessen habe ich hierfür keine Anhaltspunkte gefunden, auch scheint mir dagegen zu sprechen, dass die beiden äussern Peritonealtrichter von einander getrennt sind, ohne auch nur durch gleiches Epithel verbunden zu sein (z. B. Fig. F, h, i). Wenn die gegebene Erklärung richtig wäre, so würde diese Abweichung auch für die Ansicht sprechen, dass an der Bildung des Peritonealcanals sowohl die Kammer wie auch das Peritonealepithel betheiligt sind.

Diese Erklärung passt aber nicht für folgenden Fall, welcher sich auf das 1. Canälchen bezieht. Wie die Reconstruction Fig. F, g zeigt, mündet in dasselbe kurz vor dem Uebergang in den Vornierengang ein Zellenstrang, welcher zum Theil solide, streckenweise aber ein Lumen zu besitzen und mit Geisselzellen ausgekleidet zu sein scheint. Er geht von der Somatopleura aus, weit vor der eigentlichen Peritonealverbindung des 4. Segments. Da, wie wir gesehen haben, ein Peritonealtrichter, auch ein Canal niemals zur Anlage kommt, die genannte Bildung auch an ganz anderer Stelle liegt, so ist mir deren Entstehung völlig räthselhaft, zumal auch die Ausbildung des Canälchens völlig typisch ist. Vielleicht lässt sich diesem Fall noch ein anderer anreihen, in welchem im zweiten Stück des 1. Canälchens in der lateralen Wand zwischen den breiten, körnerreichen Zellen einige wenige, etwa 4 oder 5, schmale Geisselzellen sitzen (Fig. 26, Taf. 2). Vielleicht mag es sich nur um verlagerte Zellen des ersten Stückes des Canälchens handeln.

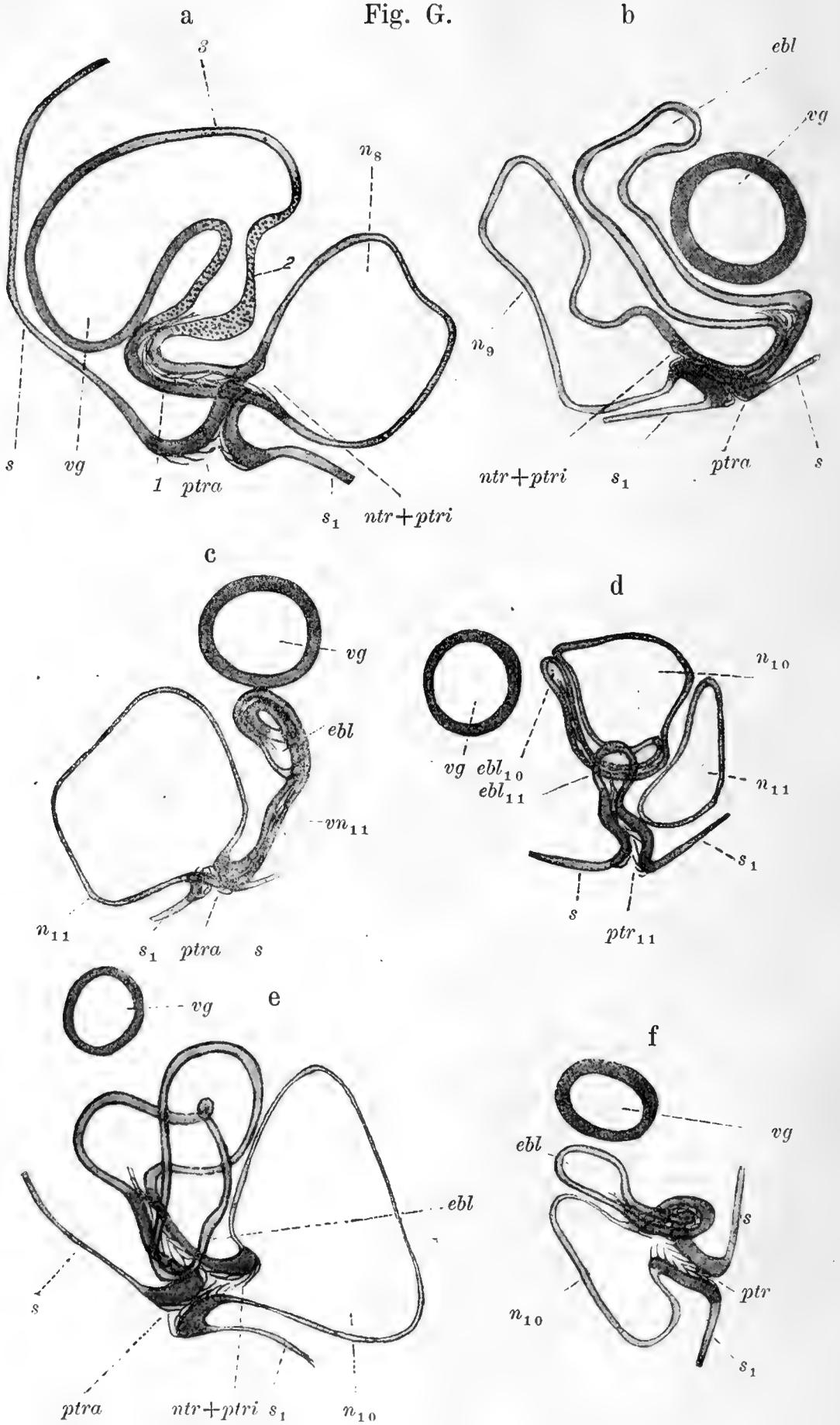
Die bisher besprochenen Verhältnisse betrafen die ersten 8 Vornierenabschnitte, welche mit wenigen Ausnahmen functioniren; nur das 8. Canälchen wurde, wie schon berichtet, in einigen wenigen Fällen auf einer Seite nicht in Verbindung mit dem Vornierengang gefunden, war also rudimentär ausgebildet. In andern Fällen war dasselbe zwar etwas schwächer entwickelt, aber mit dem Gang vereinigt und functionirte auch. So ist das Canälchen des

in Fig. G, a dargestellten 8. Vornierenabschnitts zwar kurz, zeigt aber alle drei Stücke deutlich ausgebildet. Von den folgenden Canälchen ist das 9. gewöhnlich vollständig, die drei letzten meist rudimentär entwickelt. Weiter kann der Grad der Ausbildung auf beiden Seiten verschieden sein. Functioniren die Canälchen, so kann zwar die Länge etwas geringer sein, z. B. Fig. F, a, aber der Bau ist derselbe wie derjenige der vordern.

Der Grad der rudimentären Ausbildung kann sehr variiren. Die Kammer ist gewöhnlich sehr weit aufgetrieben (z. B. Fig. G, b, h, m, n). Es kann der Peritonealcanal mit den beiden Trichtern und ebenso ein Theil des Canälchens entwickelt sein. Dann ist das erste Stück des letztern wie gewöhnlich gebildet, es setzt sich darauf aber in einen dünnwandigen, geissellosen, mit weitem Lumen versehenen Canal fort, der nach kurzem oder längerem Verlauf mit einer blasenförmigen Erweiterung blind endigt. Diese Endblase (*abl*) hat manchmal einen nur wenig grössern Durchmesser als der Canal (Fig. G, b, c, e—i), ist manchmal aber so stark aufgetrieben, dass sie der Kammer gleich kommt (Fig. G, m *abl*<sub>9</sub>). Von den erstern Figuren stellen Fig. G, e, g, h den 10.—12. Abschnitt der linken Seite, die Fig. G, f den 10. der rechten Seite desselben Embryos dar. Man sieht daraus, dass das 10. Canälchen noch etwas stärker entwickelt ist als die folgenden. In allen diesen Fällen besteht die rudimentäre Ausbildung also hauptsächlich darin, dass zwar alle Theile angelegt sind, das Canälchen aber nicht in Verbindung mit dem Vornierengang gekommen ist, und damit scheint auch ein Functioniren ausgeschlossen zu sein. Denn überall, wo diese Verbindung fehlte, waren auch die ein Functioniren anzeigenden histologischen Differenzirungen ausgeblieben.

Eine weitere Stufe der Rückbildung ist dadurch angezeigt, dass (Fig. F, d, h, l) von dem Peritonealcanal nur der äussere Trichter vorhanden ist; er kann aber auch völlig fehlen. So besitzen die 10. Kammer in Fig. G, d (*n*<sub>10</sub>) und die 12. (*n*<sub>12</sub>) in Fig. G, k keine Spur von einem solchen. Das Canälchen kann dabei vorhanden sein (Fig. G, d *n*<sub>10</sub>) oder auch fehlen (Fig. G, k, d *n*<sub>11</sub>). Im Falle, dass beide vorhanden sind, können auch beide in einer Endblase enden (Fig. G, d *abl*<sub>10</sub>). Endlich können Kammer und Canälchen völlig rückgebildet sein, und nur ein äusserer Peritonealtrichter verräth dann die Anlage eines Vornierenabschnitts (Fig. G, e *pra*<sub>11</sub>), oder auch dieser fehlt. Eine Kammer (Nephrotom) wird aber immer angelegt.

Fig. G.



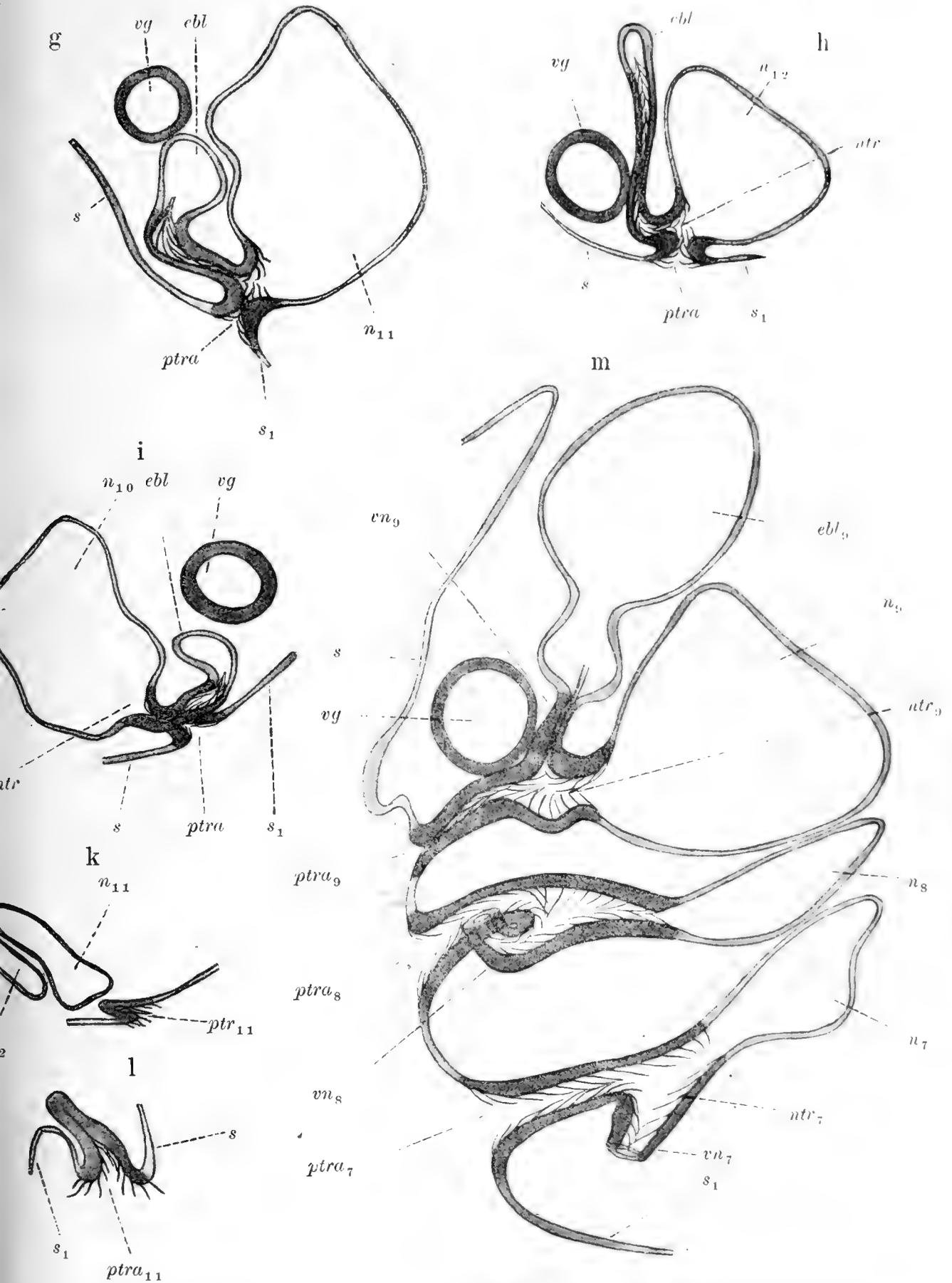


Fig. G, a—m. Rekonstruktionen von rudimentären Vornierenabschnitten aus Querschnitten. Vergr. 240 : 1.

#### D. Die Rückbildung der Vorniere.

Bei der Darstellung des Baues der Vorniere wurde bereits erwähnt, dass bald nach der Ausbildung aller Theile eine Zusammenschiebung der Vorniere beginnt, die sich zunächst in der schiefen Lagerung der Kammern und in Schlängelungen des Vornierenganges kundgiebt, so dass die streng segmentale Anordnung der Vornierenabschnitte mehr und mehr verwischt wird. Wie später dargelegt wird, handelt es sich hierbei nicht nur um ein stärkeres Auswachsen der Myotome, sondern auch um eine Verschiebung der ganzen Vorniere nach hinten. Mit dem Beginn der Rückbildung werden diese Lageveränderungen stärker. Die ersten Anzeichen für eine solche bemerkt man auf den Stad. 39—41, auf welchen die Urnieren zum grössten Theil fertig ausgebildet ist. Als solche lassen sich folgende hervorheben: das Lumen der Canälchen wird enger, die Zellen springen weiter und unregelmässig in dasselbe vor, das Protoplasma, welches vorher bei Anwendung der Doppelfärbung Hämatoxylin-Eosin schwach rosa sich färbte, erscheint jetzt intensiv roth, die Kerne dunkler, weiter zeigen die einzelnen Stücke des Canälchens ausser dem ersten ihre histologischen Unterschiede nicht mehr so scharf. Reconstruirt man ein Canälchen (z. B. Fig. E, b, das 4.), so findet man zwar, dass es noch von benachbarten getrennt ist, auch noch alle Stücke besitzt, aber, wie ein Vergleich mit Fig. 168, Taf. 12 zeigt, welche ein 4. Canälchen zur Zeit der vollen Thätigkeit darstellt, kürzer geworden ist. Ferner erkennt man, wie der Vornierengang im hintern Theil der Vorniere stärker sich aufknäuelnd und aus dem vordern sich zurückzieht und hierbei auch die Canälchen mit sich führt, so dass diese zu ihren Kammern eine schiefe Lage einnehmen. Auch die Peritonealcanäle rücken nach hinten (vgl. Fig. 177 bis 180, Taf. 14). Die Kammern dagegen verändern ihre Lage weniger rasch, was wahrscheinlich damit zusammenhängt, dass sie durch die Glomeruli an der Aorta gehalten werden. Doch zeigt sich auch bei ihnen (Fig. 43) eine stärkere Zusammenschiebung und eine Verringerung ihres Volums. Im hintern Theil können jetzt z. B. 3 Kammern auf einem Querschnitt getroffen werden. Die Fig. G, m stellt zwar nicht einem Schnitt dar, doch zeigt sie richtig die Lage der 7., 8. und 9. Kammer über einander, sie waren auch nur über wenige Schnitte vertheilt. Weiter lässt die Figur gut erkennen, wie auch die Peritonealcanäle nach hinten zusammen und über einander geschoben sind. Die Pronephridialkörper (Fig. 43—46, 48 *vk*) ver-

fallen jetzt ebenfalls der Rückbildung; das Lumen und die Zellgrenzen werden undeutlich, die Kerne unregelmässig geformt, die Grösse nimmt ab (Fig. 45, 46), und nur die enge Zusammenfügung der Zellengruppe lässt sie noch in dem andern Gewebe unterscheiden.

Indem die Rückwärtsverlagerung des Ganges, der Canälchen und der Peritonealcanäle rascher erfolgt als diejenige der Kammern, kann man bald feststellen, dass eine Trennung beider Theile eingetreten ist. Die Kammern beginnen vor den Canälchen und reichen nicht mehr bis zu ihrem Ende. Es werden dabei zuerst die Peritonealcanäle lang und ebenso die Anfangsstücke der Canälchen, die Kammern nach hinten lang ausgezogen, bis schliesslich eine Ablösung erfolgt. Nur hin und wieder trifft man noch einen Nephrotomaltrichter (Fig. 45 *ntr*) oder einen innern Peritonealtrichter, aber mehr und mehr verschwinden dieselben im Bilde. Wir können mithin jetzt das weitere Schicksal der Kammern und der übrigen Theile getrennt verfolgen.

Zugleich mit dieser Trennung scheinen auch die Glomeruli rückgebildet zu werden, wenigstens trifft man ausser Venen keine andern Gefässe mehr. Nun werden auch die Kammern schneller nach hinten verschoben, man trifft sie entweder am Anfang zwischen den Resten der Canälchen oder eine Strecke vor denselben (z. B. Fig. 178 *vn*<sub>1</sub>, Taf. 14). Sie verlieren ihre scharfe Umgrenzung (Fig. 43—47), zum Theil scheinen sie auch in einander durchzubrechen, und ebenso wird ihre paarige Natur undeutlicher. Bald stellen sie nur eine dichte Zellmasse dar, welche unter der Aorta liegt oder etwas auf ihre rechte Seite verschoben ist. In der Masse sieht man verschieden gestaltete Hohlräume, ohne scharf begrenzte Wände, und in ihnen liegen Fetzen von Zellen verschiedenster Form mit Chromatinballen, die hin und wieder noch die Form von Kernen zeigen (Fig. 45—47), der übrige Theil besteht aus gleichmässig erscheinenden, dicht an einander gelagerten Zellen, zwischen denen Venen verlaufen, und zuweilen sieht man auch Zellengruppen, die als Reste von Pro-nephridialkörpern angesprochen werden können (Fig. 46, 48 *vt*). Das Ganze macht den Eindruck einer völligen Auflösung. Diese Reste der Kammern werden kleiner und kleiner (Fig. 48 u. 49), und auf dem Stad. 46 sind sie bereits so gering geworden, dass sie nur wenige Schnitte einnehmen und nur mit Mühe und hauptsächlich an der dichten Lagerung und an den degenerirenden Zellen erkannt werden können.

In Bezug auf die andern Theile der Vorniere treten die schon berichteten Anzeichen der Rückbildung nach der Trennung von den Kammern deutlicher hervor. Das Lumen der Canälchen wird enger, Secret erfüllt es ganz aus, die Zellenfärbung wird intensiver, und von den groben Körnern im zweiten Stück sowie von der Längsstreifung des Protoplasmas und den peripheren Körnchenzonen im zweiten und dritten Stück ist nichts mehr zu erkennen. Neu hinzu kommt ein Zerfall der Canälchen in Stücke und auch eine Verbindung von benachbarten, so dass eine Abgrenzung derselben, geschweige denn eine Zählung nicht mehr möglich ist. Die Figg. 48, 50, 53 (*vn*) stellen die letzten Rückbildungsstadien dar. Die Canälchenstücke erscheinen meist nur als verschieden grosse, dunkel gefärbte Ballen, in denen man zwar zuweilen noch ein enges Lumen unterscheiden kann, auch noch Zellgrenzen, aber nichts Regelmässiges mehr; die Zellen fliessen zusammen, zeigen mehrere Kerne, die kleiner oder in Zerfall begriffen sind, und krümliges Protoplasma. An der geringen Grösse der Durchschnitte der Ballen sind noch die ersten Stücke der Canälchen zu erkennen, aber dieses Merkmal wird bald unsicher, indem die engen Canäle auch reducirte zweite und dritte Stücke sein können. Die Reste liegen zwischen Aorta und Hohlvene, auch an den Wänden grosser Lymphräume. Gewöhnlich macht sich bald eine asymmetrische Lagerung der Reste beider Vornieren geltend, indem die rechte weiter vorn bleibt als die linke; die Ursache ist wahrscheinlich in der Rückbildung der linken Cardinalvene zu suchen. Einen ähnlichen Zerfall wie die Canälchen erleidet auch der Vornierengang in dem vor der Urniere gelegenen Abschnitt. Wie erwähnt wurde, zieht er sich mehr und mehr an das Hinterende der Vorniere zurück und bildet hier ein dichtes Knäuel von Schlingen, und wie ein Verfolgen desselben zeigt, bilden sich auch hier bald zahlreiche Anastomosen aus. Das Lumen wird zwar enger, bleibt aber länger erhalten (Fig. 50 *vg*), und auch das Epithel bewahrt länger ein geordnetes Gefüge als in den Canälchen. Der Gang zerfällt dann in Stücke, und eine solche Unterbrechung der Continuität findet auch kurz vor der Urniere statt; ein Verfolgen des Ganges von der Urniere cranialwärts lehrt, dass er blind endet und die weiter vorn liegenden Theile sich abgelöst haben. Auch die Verschiedenheit des Epithels und die verschiedene Weite des Lumens lässt bald beide Theile unterscheiden. Die vordern Theile bilden sich dann auch ganz zurück.

Nach der Trennung der Peritonealcanäle von den Kammern

nimmt die Verschiebung der äussern Trichter an das hintere Ende raschern Fortgang; die vordersten scheinen sich an ihrem Ort zurückzubilden, da entschieden die Zahl der äussern Trichter abnimmt. Die übrigen findet man schliesslich am hintern Ende dicht zusammengedrängt neben und über einander (vgl. Fig. 178, 180, Taf. 14 und Fig. 53 *ptr*, Taf. 4); dabei kann auch eine Verbindung derselben eintreten, so dass wenige grosse entstehen, die allerdings ihre Zusammensetzung aus mehreren noch durch ihren Bau verrathen. Während die Canälchen schon eine weitgehende Rückbildung zeigen, erscheinen die Trichter noch fast unverändert, die Form der Zellen ist noch dieselbe, und auch die Geisseln sind noch vorhanden. Sie bilden sich gewöhnlich auch erst nach dem Untergang der Canälchen zurück.

Die Rückbildung aller Theile der Vorniere scheint in der Regel vor dem Ende der Entwicklung beendet zu sein; auch bei verschiedenen jüngern ausgekrochenen Thieren habe ich keine Reste mehr getroffen. Doch mögen sie sich zuweilen auch noch länger erhalten. Es möge aber hervorgehoben werden, dass etwaige Reste, welche man an der Spitze der Urnieren findet, auch solche der vordern Urnierenabschnitte sein können, wie die spätere Darstellung der Urnieren zeigen wird.

Nach SEMON (91) stellt die Vorniere von *Ichthyophis glutinosus* eine streng paarige Bildung dar, deren jede Hälfte aus Quercanälchen besteht, die in den Vornierengang einmünden. Jedes Canälchen beginnt mit 2 Aesten, von denen „der eine in die freie Leibeshöhle, der andere in einen vor der Aorta gelegenen retroperitonealen Hohlraum einmündet. Je ein solcher Hohlraum liegt rechts und links vor der Aorta und begleitet dieselbe im ganzen Bereich der Vorniere“ (p. 5). Da auf dem jüngsten Stadium von *Ichthyophis*, welches SEMON untersucht hat, bereits die Vorniere und der Vornierengang fertig ausgebildet waren, so war es ihm nicht möglich, über die Entstehung dieser Hohlräume etwas zu beobachten. Trotzdem äussert er sich über die Entstehungsweise derselben sehr bestimmt. „Morphologisch“, schreibt er p. 5, „sind beide Hohlräume als Divertikel der unsegmentirten Leibeshöhle aufzufassen, von der sie sich im Laufe der ontogenetischen Entwicklung allmählich abgeschnürt haben. Das lässt sich mit Leichtigkeit bei andern Amphibien und andern Wirbelthierclassen feststellen, und auch bei *Ichthyophis*, bei welchem in meinen jüngsten Stadien die Abschnürung schon grössten Theils vollzogen ist, communicirt dann vorläufig noch das proximale Ende sowohl des rechten wie des linken Hohlraums direct mit der freien

Leibeshöhle durch einen langen, schmalen Längsspalt (Fig. 1). Das Leibeshöhlenepithel setzt sich dort ununterbrochen und ohne Veränderung in das des Hohlraums fort. In ältern Stadien (Fig. 2) ist auch diese Communication verklebt, und beide Hohlräume stellen proximal wie distal geschlossene Säcke dar.“ Weiter soll dieses unpaare Leibeshöhlendivertikel durch segmentale Gefässprossen, die die mediale gegen die laterale Wand eindrücken, in erweiterte, kammerartige Räume gegliedert werden, aber die Continuität des Divertikels soll dabei erhalten bleiben. Dieses unpaare Leibeshöhlendivertikel, das sich auch über die Vorniere hinaus durch die ganze Urnierenregion erstrecken soll, plus den Glomeruli, fasst er als „den MALPIGHI'schen Körper der Vorniere“ auf. „Dass der Hohlraum, den wir nebst seinem Inhalt als MALPIGHI'schen Körper der Vorniere bezeichnet haben, ein Divertikel der unsegmentirten Leibeshöhle ist, und zwar des am meisten ventral und medial gelegenen Theils derselben, kann keinem Zweifel unterliegen und lässt sich entwicklungsgeschichtlich direct nachweisen“ (p. 15). Und p. 71 sagt er: „An dieser Auffassung des MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere ist nicht zu rütteln.“

Die Untersuchung der Entwicklung der Vorniere von *Hypogeophis* hat gelehrt, dass diese Auffassung SEMON's nicht aufrecht erhalten werden kann. Es schnürt sich nicht ein über die ganze Vornierenregion sich erstreckendes Divertikel von der Leibeshöhle ab, die Vornierenkammern sind nicht continuirlich mit einander verbunden, und Glomeruli gliedern nicht den unpaaren Hohlraum in Kammern. Vielmehr entstehen die Kammern aus den ventralen Abschnitten der Urwirbel, sind also von Anfang segmentirt und gegen einander vollständig abgeschlossen und treten auch niemals später in Communication; sie werden weiter früher gebildet als die Glomeruli, die intersegmental zwischen den Kammern entstehen. SEMON hat sich durch die weite Peritonealverbindung des ersten Vornierenabschnitts täuschen lassen und sie für primitiv gehalten, während in Wirklichkeit sie erst secundär sich ausbildet. Sie schliesst sich übrigens, so lange die Vorniere functionirt, niemals. Ebenso ist seine Auffassung des Peritonealcanals als Theil des Canälchens nicht richtig. Er lässt ihn zwar hervorgehen aus der Verbindung zwischen dem Divertikel der Leibeshöhle und dieser; „diese Communicationsstelle selbst erhält Wimperung, und indem diese Stelle somit zu dem Trichter“ (des Canälchens) „hinzugezogen wird, mündet das Vornierencanälchen sowohl in die abgeschnürte als auch in die

freie Leibeshöhle“ (p. 64); er rechnet den Peritonealcanal, wie die Anfangs citirte und andere Stellen ergeben, zum Canälchen. Der Canal ist aber, wie meine Untersuchung gezeigt hat, völlig unabhängig in seiner Entstehung vom Canälchen, er ist der alten Peritonealverbindung zwischen Urwirbel und Seitenplatte gleich zu setzen. Daher ist es auch nicht richtig, dem Canälchen die beiden Trichter, den „Innentrichter“ und den „Aussentrichter“, zuzurechnen. Der letztere gehört allein dem Peritonealcanal an und entspricht dem äussern Peritonealtrichter. Der „Innentrichter“ dagegen gehört zur Hälfte dem Canälchen, zur Hälfte dem Peritonealcanal an, entspricht also dem Nephrotomaltrichter plus dem innern Peritonealtrichter.

Die für *Hypogeophis* gegebene Darstellung hat auch Gültigkeit für *Ichthyophis*. Denn unter den mir freundlichst von Herrn Prof. SPENGLER zur Durchsicht überlassenen Schnittserien befinden sich zwei, welche durch jüngere Stadien gelegt waren, als sie SEMON gehabt hat. Alle Theile der Ursegmente sind noch in vollständiger Verbindung, es sind erst 5—6 Canälchen angelegt, die Nephrotome treten bereits klar hervor, und zwar sind es auch hier die ventralen (auf diesem Stadium noch lateral gelegenen) Abschnitte der Urwirbel. Die Bilder gleichen so völlig denen von *Hypogeophis*, dass eine nähere Beschreibung nur eine Wiederholung der für diese Form gegebenen sein würde. Auch in der ausgebildeten Vorniere von *Ichthyophis* sind die Kammern von einander getrennt. Ich möchte aber hervorheben, dass in Folge der nicht besonders günstigen Conservirung die Verhältnisse schwieriger zu erkennen sind als auf meinen Präparaten.

Die kurzen Angaben von SEMON über den Bau der Canälchen und über die Rückbildung sind zum grössten Theil richtig. Als charakteristisch für die Windungen der Vornierencanälchen im Gegensatz zu denen der Urnieren giebt er eine Blindfortsatzbildung an. Von dieser habe ich nichts gesehen und möchte glauben, dass sie nur durch die starken Krümmungen der weiten Canälchen vorgetäuscht werden. Ebenso habe ich niemals im zweiten und dritten Stück der Canälchen und im Vornierengang Geisseln gefunden. Dass die Ansicht, dass der „MALPIGHI'sche Körper der Vorniere“ zur Nebenniere sich umwandelt, nicht richtig ist, wird sich später zeigen.

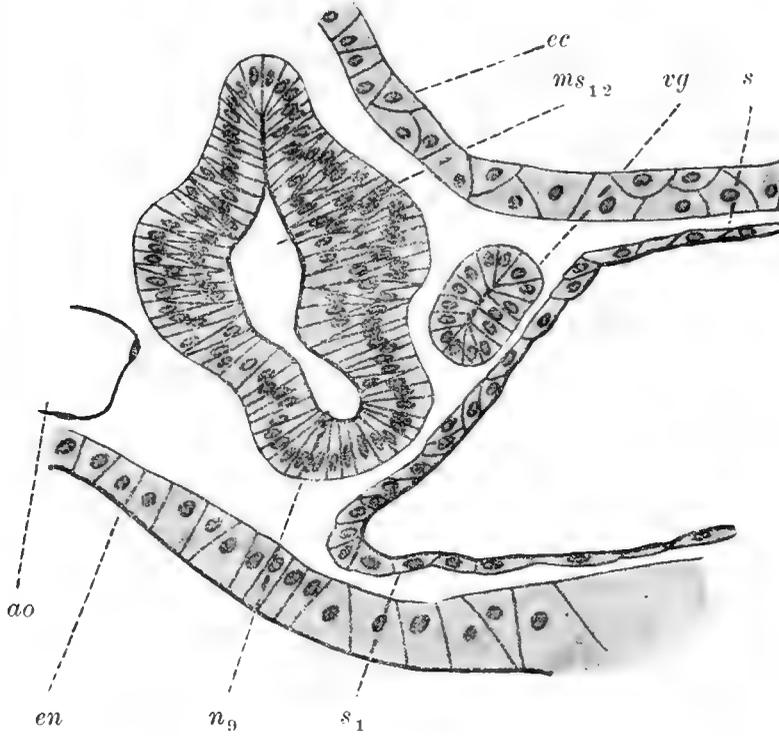
## 2. Die Anlage der Nephrotome in den der Vorniere folgenden Segmenten.

Die Anlage der Nephrotome in den der Vorniere folgenden Segmenten, also im 17. und den folgenden, da ja im 16. noch ein Vornierenabschnitt, der 12., sich entwickeln kann, ist nicht etwa, wie es nach der Eintheilung der Darstellung scheinen könnte, zeitlich von derjenigen der vorhergehenden getrennt, vielmehr geht die Sonderung der Ursegmente von vorn nach hinten ohne Unterbrechung fort, und ebenso wenig nimmt auch der Modus der Sonderung einen wesentlich verschiedenen Verlauf. Da dieser Punkt für die Beurtheilung der zwischen der Vorniere und Urnieren liegenden Segmente und damit auch für die Auffassung beider Excretionsorgane von grosser Wichtigkeit ist, so will ich hierauf ausführlicher eingehen. Ich will die letzten Vornierensegmente, deren Entwicklung im vorigen Capitel weniger berücksichtigt wurde, mit in die Darstellung einbeziehen. Es wird hierdurch die Gleichheit der sich abspielenden Vorgänge in den letzten Vornierensegmenten und in den folgenden Segmenten klarer hervortreten und sich die Unmöglichkeit, auf Grund der Entwicklung zwischen beiden eine Grenze ziehen zu wollen, deutlich erweisen.

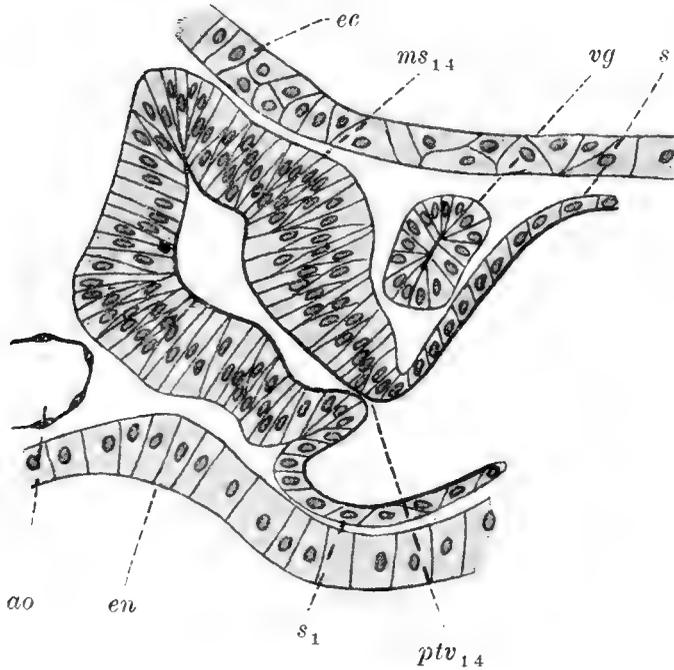
Ich beginne hier mit dem Stadium 14, auf welchem 8 Vornierenanälchen bereits angelegt und mit dem Gang in Verbindung getreten sind. Im nächst folgenden Segment, dem 12., tritt das Nephrotom bereits klar hervor (Fig. H, a  $n_9$ ). Es ist von der Seitenplatte ganz abgeschnürt, auch ein Contact fehlte auf dieser Seite vollständig, während er rechts vorhanden war; mit dem Scleromyotom ist es zwar noch in Verbindung, doch auch bereits deutlich abgesetzt. Wenn man die Bildung desselben mit derjenigen der vordern Vornierensegmente vergleicht, so fällt sofort in die Augen, dass die Anlage in den hintern Segmenten langsamer erfolgt. Denn während dort die Anlage des Nephrotoms und auch diejenige des Canälchens fast gleichzeitig vor sich gehen, und weiter schon zu einer Zeit, in welcher das Ursegment noch flach dem Dotter aufliegt, tritt hier die Sonderung erst ein, nachdem die Aufrichtung der Urwirbel bereits ziemlich weit vorgeschritten ist, und das Canälchen bildet sich erst nach dem Nephrotom. Beim Embryo Fig. H ist es als schwache Anlage auf einem andern Schnitt vorhanden. In Folge dieser spätern Anlage tritt hier das Nephrotom als ventraler Abschnitt des Urwirbels nur noch deutlicher hervor.

Das nächste, das 13. Segment, zeigt ähnliche Verhältnisse, nur steht hier das Nephrotom noch mit der Leibeshöhle auf beiden Seiten in offener Verbindung. Im 14. Segment (Fig. H, c), in welchem der 11. Vornierenabschnitt sich bilden kann, ist dagegen das Nephro-

Fig. H, a



b



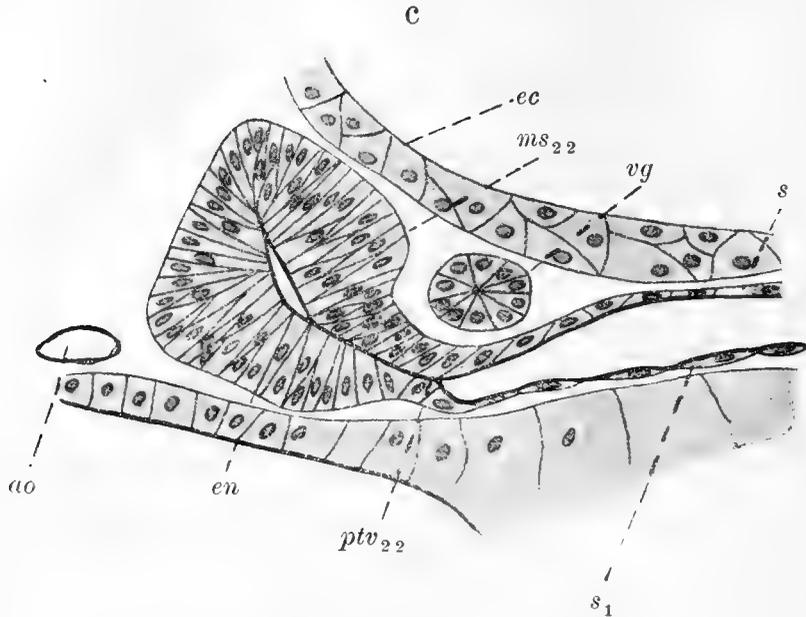


Fig. H, a—c. Querschnitte aus einer Serie durch einen Embryo des Stad. 14. Vergr. 240 : 1.

tom erst im Beginn der Abschnürung, und je weiter wir nach hinten vorgehen, um so mehr verliert sich die Aufweitung des ventralen Urwirbelabschnitts, um so mehr erscheint derselbe als eine canalartige Verbindung zwischen dem Scleromyotom und der Seitenplatte, welche aber ganz dem Urwirbel zugehört, und um so geringer ist die Aufrichtung des Urwirbels, wie Fig. H, c es für das 22. Segment zeigt.

An dieses Stadium möge ein etwas älteres (Stad. 16) angeschlossen und hier in gleicher Weise die Ausbildung der betreffenden Segmente geprüft werden. Fig. 14 und Fig. 162, Taf. 11, geben den 8. Vornierenabschnitt wieder, Fig. 53 das Nephrotom des 9., also des 12. Körpersegments. Im Vergleich mit dem gleichen Segment des vorigen Stadiums zeigt es in so fern dieselben Verhältnisse, als das Nephrotom von der Leibeshöhle ganz abgetrennt ist, die Anlage des Canälchens nur schwach ist (Fig. 53  $vn_9$  zeigt sie angeschnitten), aber in der Hinsicht einen weitem Fortschritt, als es auch vom Scleromyotom sich abgeschnürt und eine dorsale Wand erhalten hat. An der lateralen dorsalen Seite des Nephrotoms, über der Anlage des Vornierenanälchens, erscheint eine Ausbuchtung, welche ebenfalls in der einen, ventralen Wand Cylinderepithel besitzt. Man könnte dieselbe für die Anlage eines Canälchens halten, zwar nicht eines Vornierenanälchens, da diese ventral von derselben liegt, wohl aber für diejenige eines Urnierenanälchens, und wir

hätten somit beide in einem und demselben Segment. Indessen ist eine derartige Auffassung bestimmt auszuschliessen. Diese Ausbuchtung hat nichts mit einem Canälchen zu thun. Ihren Werth erkennt man sofort, wenn man das Nephrotom des nächsten Segments (Fig. 54) betrachtet. Hier sieht man, wie das Cylinderepithel jener scheinbaren Ausbuchtung noch in Verbindung ist mit dem Cutisblatt (*cb*), da die Abschnürung des Nephrotoms vom Scleromyotom noch nicht ganz vollendet ist. Die Trennung erfolgt in ähnlicher Weise wie in den vorhergehenden Segmenten, indem besonders die mediale Wand des Urwirbels auf der Grenze in die

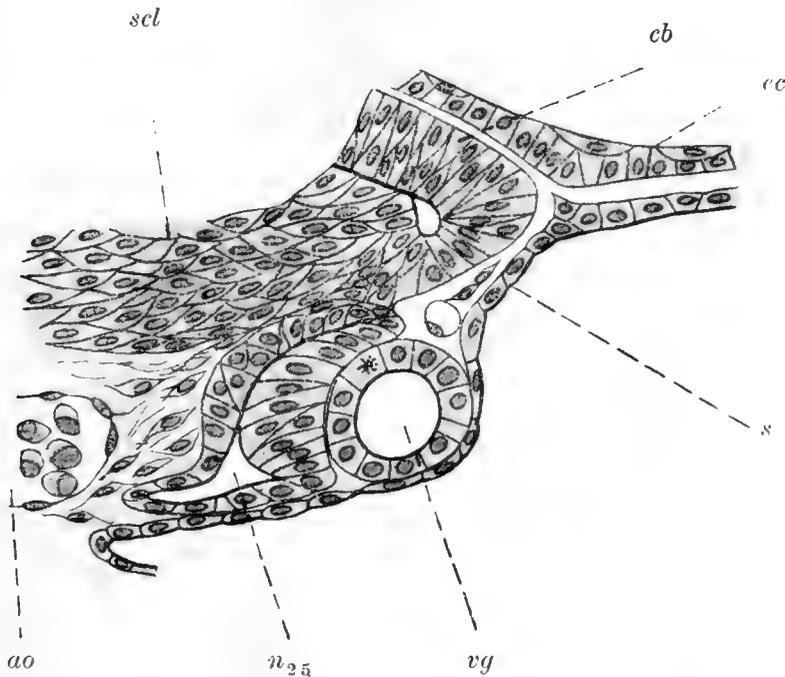


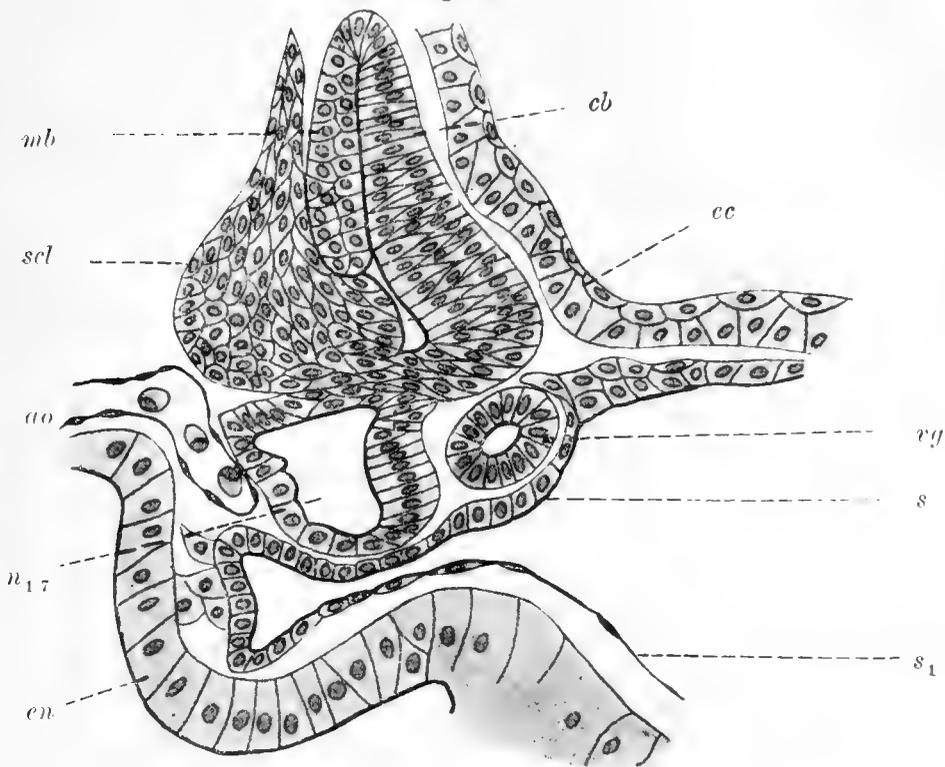
Fig. J. Querschnitt durch das 28. Segment eines Embryos des Stad. 22. Vergr. 240 : 1.

Urwirbelhöhle vorwächst, weniger die laterale, und die Trennung von letzterer später erfolgt. Nur in so fern ist hier ein Unterschied vorhanden, als die Differenzirung des Scleromyotoms weiter vorge-schritten ist. Die dorsale Wand des Nephrotoms wird mithin wesentlich von der medialen gebildet, und wenn sie bereits fertig ist, ist die laterale noch in Continuität mit dem Cutisblatt, und da dieses ventralwärts bereits vorwächst, wird die laterale Wand über dem Vornierengang lateralwärts ausgebogen, und so entsteht die laterale Ausbuchtung des Nephrotoms, welche die Anlage eines Urnieren-canälchens vortäuscht. Sie kann deshalb nur vorhanden sein und ist auch nur vorhanden zur Zeit der Abtrennung des Nephrotoms

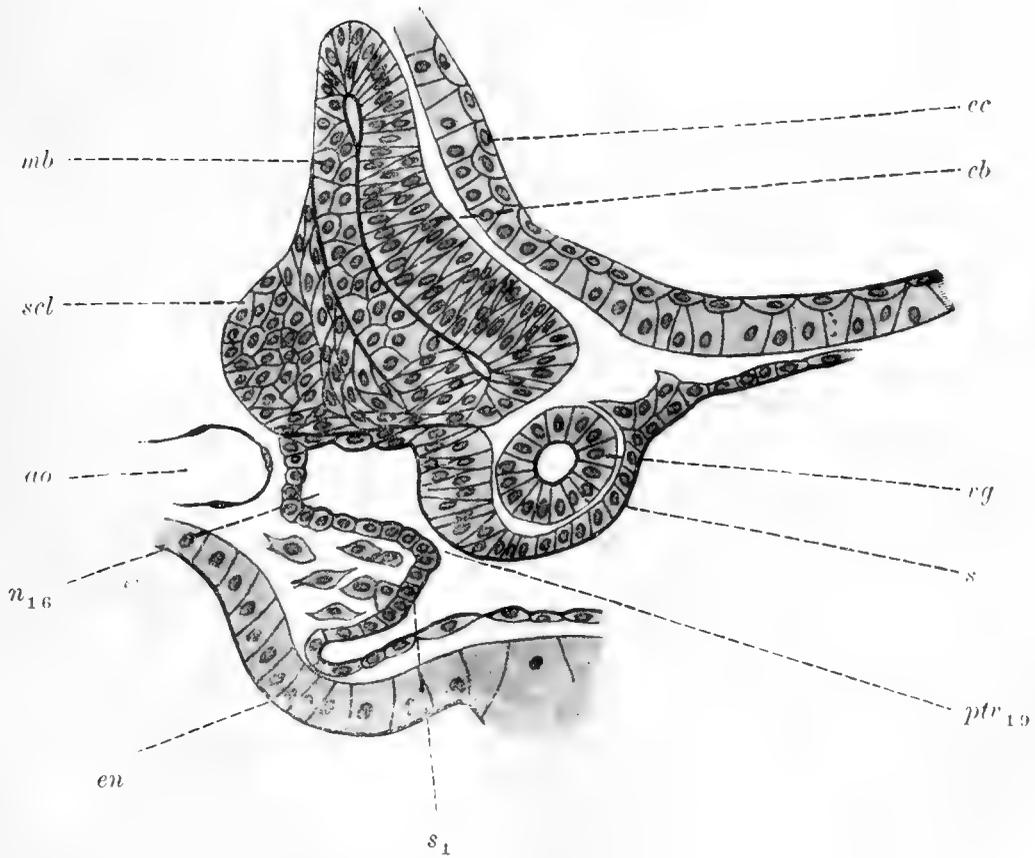
vom Scleromyotom, speciell der lateralen Wand vom Cutisblatt. Dass sie nicht den Werth eines Urnierencanälchens haben kann, geht auch daraus hervor, dass diese Ausbuchtung ebenfalls in der betreffenden Zeit in den Segmenten auftritt, in welchen sicher ein Urnierencanälchen sich bildet; man müsste hier also die Anlage von 2 Urnierencanälchen über einander oder vielleicht von einem Vornierencanälchen dorsal vom Urnierencanälchen annehmen. Fig. J zeigt z. B. dieselbe Ausbuchtung noch deutlicher im 28. Segment eines andern Embryos, in welchem Segment später sicher ein Urnierencanälchen gebildet wird. Es möge noch bemerkt werden, dass die Täuschung, die Ausbuchtung sei ein Canälchen, dadurch verstärkt wird, dass die Zellen der andern Wände des Nephrotoms zu dieser Zeit bereits sich abflachen, während die der lateralen Wand noch ebenso hoch sind wie die des Cutisblattes (z. B. Textfig. H, Fig. 54, 55). In Fig. 53 ist die mediale und ventrale Wand schief angeschnitten, daher erscheint hier das Epithel mehrschichtig.

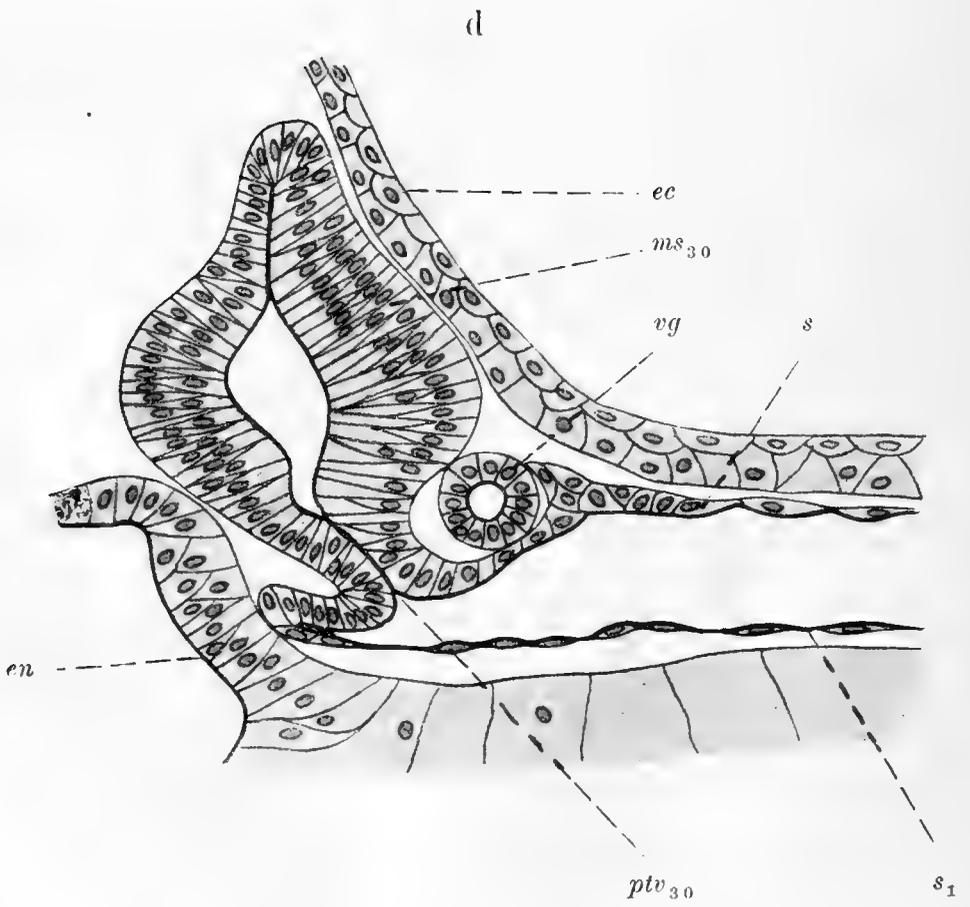
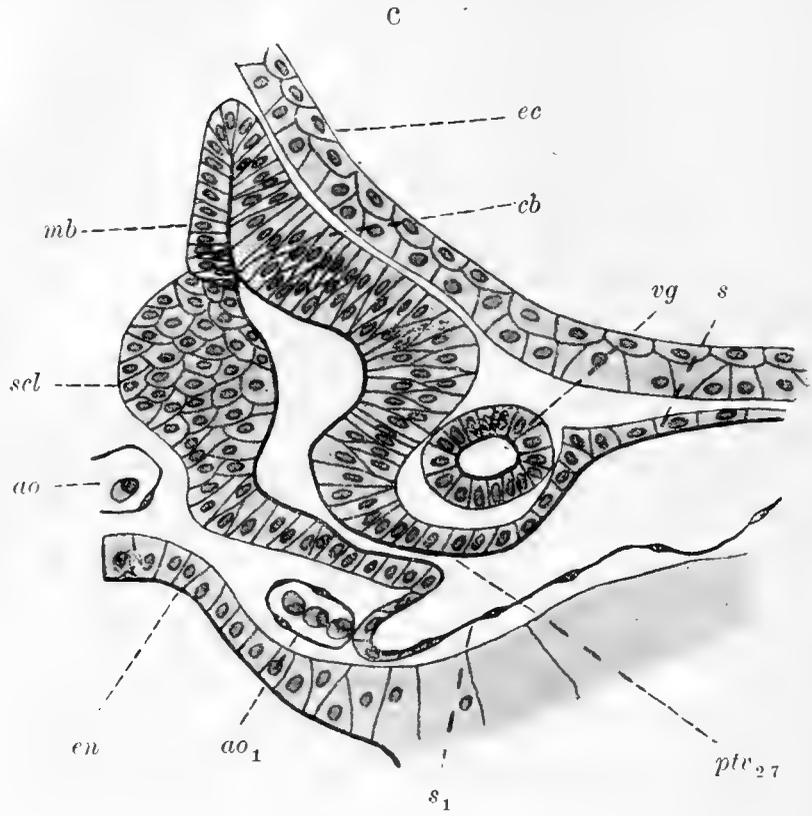
Aehnlich wie das 12. und 13. verhalten sich die Segmente 14 bis 20, nur ist die Peritonealverbindung entweder offen wie im 14. (Fig. 55) oder geschlossen; eine solche Variation wurde auch in den vordern Segmenten beobachtet. Ferner ist der Abschluss des Nephrotoms gegen das Scleromyotom mehr oder weniger weit vollzogen (Fig. K, a u. b, 16. u. 19. Segment). Vom 21. ab ändert sich das Bild, indem die Ausbildung der Nephrotome deutlich von Segment zu Segment schwächer erscheint. So zeigt im 27. Segment (Fig. K, c) der ventrale Abschnitt des Urwirbels keine andere Andeutung einer besondern Ausbildung als eine Erweiterung der Höhle. Im 30. (Fig. K, d) ist auch diese so schwach, dass man ohne Kenntniss von der Anlage eines Nephrotoms sie kaum bemerken würde. Geht man weiter caudalwärts, so verliert sich die Anlage ganz, aber man findet, dass die Entwicklung im Vergleich mit derjenigen der vordern Segmente etwas modificirt ist, indem nämlich das, was vorn erst nach Anlage des Nephrotoms erfolgte und zuweilen sogar ganz unterblieb, hier zuerst eintritt, nämlich die Aufhebung der Peritonealverbindung. Schon auf diesen Stadien trifft man dieselbe selten noch offen, in den meisten Segmenten ist sie gelöst, hier hat man ein Bild, wie es Fig. K, e vom 36. Segment darstellt. Ein anderer Unterschied betrifft die Art der Trennung. Wohl können die benachbarten Wände des Urwirbels und der Seitenplatte eng an einander liegen, aber stets ist eine scharfe Grenze zwischen ihnen zu ziehen, von einem Contact, sei es durch einen Zellenstrang oder

Fig. K, a



b





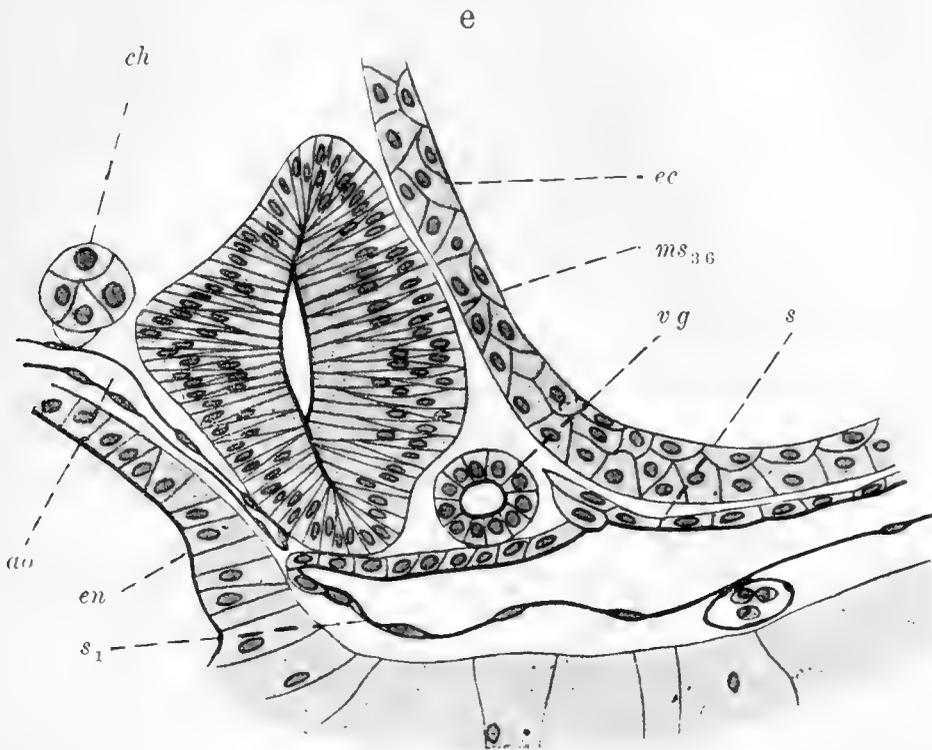
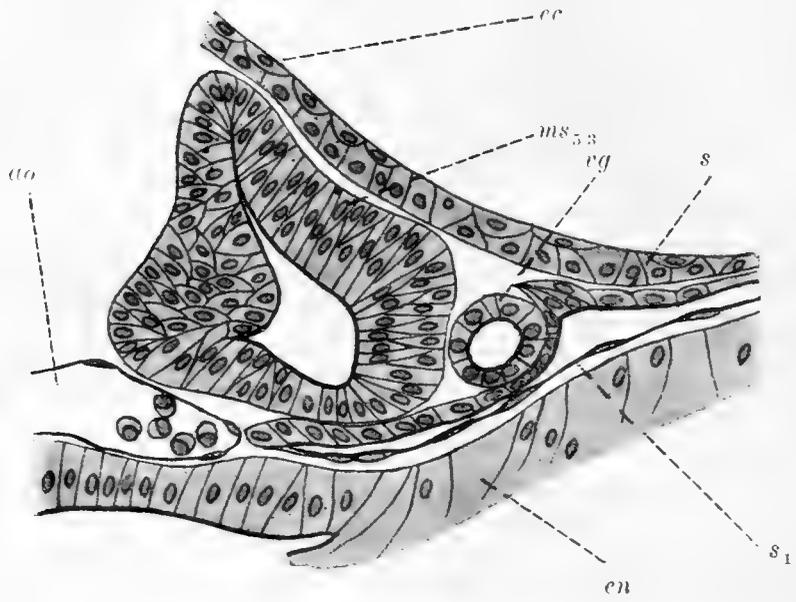


Fig. K, a—e. Querschnitte aus einer Serie durch einen Embryo des Stad. 16. 240 : 1.

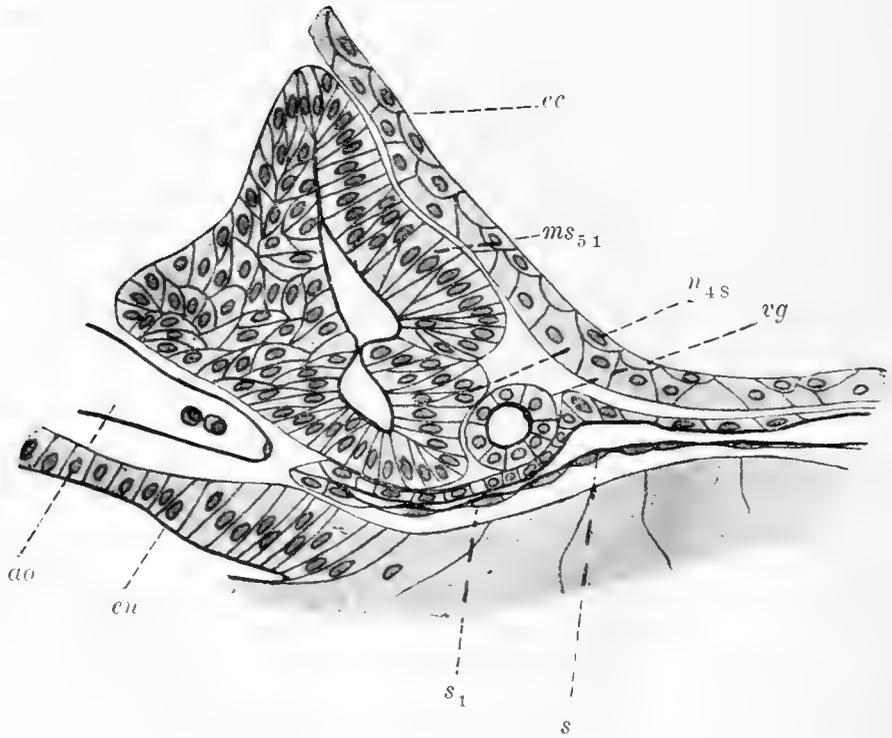
durch Ausbuchtung der beiden Wände kann hier gar keine Rede sein, in vielen Fällen ist sogar eine Lücke zwischen denselben. Eine solche vollständige Trennung wurde zuweilen aber auch in den Vornierensegmenten beobachtet. Wenn man die Fig. K übersieht, so erkennt man auch, wie die medialwärts vordringende Falte des splanchnischen Blattes verschieden weit entwickelt ist.

Indessen ist in diesen hintern Segmenten, also etwa im 30. und den folgenden, die Ausbildung der Nephrotome keineswegs dadurch eine andere; nur erscheint ihre Zugehörigkeit zum Urwirbel noch klarer. Einige Schnitte aus der Serie durch einen ältern Embryo (Stad. 17 mit 79 Segmenten) mögen dies zeigen (Fig. L, a—d). Hier möge von hinten nach vorn vorgegangen werden. Hinter dem 53. Segment trifft man dieselben Verhältnisse, wie sie Fig. K, e vom vorigen Stadium zeigt. An dieses schliesst dann Fig. L, a an, welche einen Schnitt durch das 53. Segment wiedergibt. Das Nephrotom ist hier im Beginn der Bildung, die künftige Grenze zwischen demselben und dem Scleromyotom ist durch das Verhalten der medialen Wand schon gekennzeichnet, und ventral von ihr hat sich die Urwirbelhöhle erweitert. Etwas weiter vorn, z. B. im 51. Segment (Fig. L, b), ist die Absonderung schon deutlicher, die Nephrotom-

Fig. L, a



b



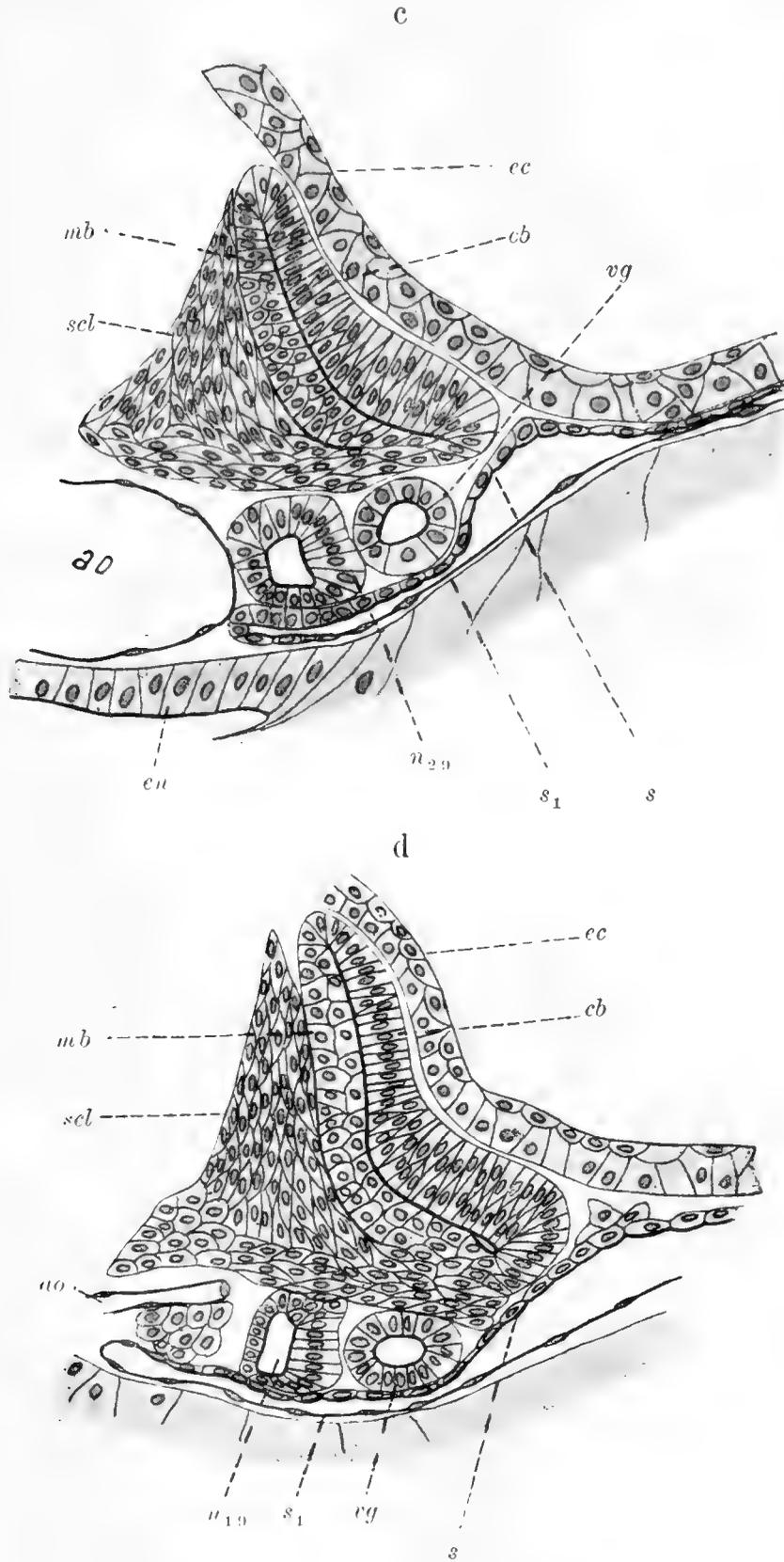


Fig. L, a—d. Querschnitte aus einer Serie durch einen Embryo des Stad. 17.  
240 : 1.

höhle erscheint von der Myotomhöhle bereits getrennt, und weiter langsam vorgehend, trifft man die Stadien wieder, welche früher schon genügend beschrieben sind, d. h. eine allmählich fortschreitende Abschnürung des ventralen Abschnitts. Im 32. Segment (Fig. L, c) ist das Nephrotom schon ein selbständiger Theil geworden, und auch in den vorhergehenden Segmenten, z. B. im 22. (Fig. L, d) liegen die Verhältnisse, abgesehen von der verschiedenen weiten Differenzirung des Scleromyotoms und der etwas geringern Grösse des Nephrotoms, ganz ähnlich. In derselben Weise, wie es zuletzt beschrieben wurde, erfolgt auch die Anlage der Nephrotome in den dem 53. folgenden Segmenten. Verschiedene Zählungen haben mir ergeben, dass bis zur Cloake 102—105 Segmente gebildet werden. Da die Zahl etwas schwankt, so muss die Angabe ergänzt werden durch den Zusatz, dass das letzte Nephrotom im letzten Segment vor der Einmündung des Vornierengangs in die Cloake liegt. Fig. 111, Taf. 7 zeigt dasselbe, es ist das 101. (*n*) im 104. Segment. Die Bildung der Nephrotome ist beendet etwa auf dem Stad. 31, die Segmentirung setzt sich noch etwas fort, indem hinter dem Ende des Ganges noch 5—6 Segmente abgeschnürt werden, welche aber niemals Nephrotome entwickeln.

Vergleichen wir die Bildung der Nephrotome in den hintern und in den Vornierensegmenten, so lassen sich folgende Unterschiede hervorheben: die frühzeitige Trennung des Urwirbels von der Seitenplatte und die erst nach derselben und nach der Aufrichtung des Urwirbels erfolgende Anlage des Nephrotoms. Aber diese Unterschiede stehen sich nicht unvermittelt gegenüber, vielmehr sehen wir, dass wir das, was hinten scharf hervortritt, in den letzten Vornierensegmenten bereits in Anfängen finden. Keiner derselben kann jeden Falls das wichtige Ergebniss der Untersuchung beeinflussen, dass alle Nephrotome Theile der Urwirbel sind, und zwar diejenigen, welche je nach dem Grade der Aufrichtung derselben den lateralen oder ventralen Abschnitt bilden.

Mithin lässt sich für *H. rostratus* angeben, dass von den 110 Körpersegmenten, welche diese Form im Durchschnitt besitzt, rund 100 Segmente Nephrotome bilden, nämlich vom 4. bis zum 104., dass die ersten 3 Segmente wenigstens keine deutlichen Anlagen zeigen und sicher solche nicht in denjenigen auftreten, welche hinter der Einmündung des Ganges gelegen sind.

Indessen nicht alle Nephrotome entwickeln auch Nieren-canalchen; viele gehen, wie sich zeigen wird, vollständig zu Grunde,

andere bilden Canälchen, aber diese sind rudimentär und bilden sich später mit den Nephrotomen ebenfalls wieder zurück. Während so die Zahl der angelegten Nephrotome grösser ist als diejenige der aus ihnen hervorgehenden primären Nierenabschnitte, sehen wir auf der andern Seite, dass in den meisten Segmenten ausser den primären secundäre, tertiäre etc. gebildet werden, die Zahl der functionirenden also grösser wird, als ursprünglich Nephrotome gebildet sind. Aber auch für diesen Process der Vermehrung ergeben sich für verschiedene Abschnitte wieder Verschiedenheiten. Daraus wird verständlich, dass man nur durch geduldiges Verfolgen der Veränderungen in jedem Segment einen sichern Aufschluss über die Gestaltung des Excretionssystems gewinnen kann, dass dagegen eine Verallgemeinerung der Beobachtungen, die an wenigen Segmenten gewonnen sind, Irrthümer zur Folge haben muss.

### 3. Die Urniere.

Urnierencanälchen können sich entwickeln vom 24. bis zum 100. Segment, doch kann die Zahl etwas variiren. In Folge des verschieden hohen Grades der Ausbildung der Urnierenabschnitte lässt sich diese Körperregion zunächst wieder in zwei Theile sondern: der erste umfasst die Segmente 24—29, der zweite die Segmente 30—100. Im ersten sind die Theile eines Urnierenabschnitts in der Regel rudimentär ausgebildet und werden später wieder rückgebildet, im zweiten kommen die primären in der Regel zur Function, und auch Anlagen von secundären treten in allen Segmenten auf, aber diese kommen nicht immer zur Ausbildung, und auf Grund der Verschiedenheit, welche die Segmente in dieser Hinsicht zeigen, lässt sich der zweite Theil weiter gliedern. In den Segmenten 30 bis 50 werden die Anlagen der secundären Urnierenabschnitte wieder rückgebildet, dagegen erfahren sie in den Segmenten 50—100 in der Regel eine vollständige Entwicklung. Von diesen letzten Segmenten unterscheiden sich endlich etwa die letzten 10 dadurch, dass primäre und secundäre unter einander sich verbinden und auch sonst noch andere Eigenthümlichkeiten zeigen. Eine typische Entwicklung der Urniere von *Hypogeophis* findet man daher nur in den Segmenten 50—90, welche Region auch die Genitalorgane enthält. Endlich bleiben noch die Nephrotome 16—23, welche zwischen der Vorniere und Urniere gelegen sind, also eine „Zwischenzone“ bilden, und die Nephrotome 101—104. In beiden Abtheilungen werden

dieselben vollständig rückgebildet, ohne Anlagen von Canälchen entwickelt zu haben. Wenn auch in Folge von Variationen die Grenzen zwischen den unterschiedenen Regionen sich um einige wenige Segmente verschieben können, so ist eine derartige Eintheilung zur Klarheit der Darstellung unbedingt erforderlich.

#### A. Die Entwicklung der Urniere.

Die Darstellung möge beginnen mit der Entwicklung eines typischen, primären Urnierenabschnitts, wie er in den Segmenten 30—90 in der Regel zu finden ist.

a) Die Entwicklung der primären Urniererabschnitte in der Zone Segment 30—90. Die Anlage der Nephrotome in dieser Zone wurde bereits im vorigen Capitel beschrieben. Nach ihrer Abschnürung, welche für das 30. Segment etwa auf dem Stad. 17 erfolgt, stellen dieselben ziemlich regelmässige, 8wandige Kammern dar, ihre dorsale Wand liegt dem Sclerotom, ihre ventrale zum grössten Theil der Seitenplatte, ihre laterale dem Vornierengang an, die andern sind von Bindegewebe umgeben. Während die Vornierenephrotome sich bald aufweiten, wobei die Zellen der Wände sich abflachen, ist bei diesen Nephrotomen gerade das Gegentheil der Fall. Das Lumen wird immer kleiner (vergl. Fig. L, a, S. 68, Fig. 64, Taf. 5 die allerdings das 28. Segment, also eines darstellt, das nicht dieser Zone angehört, aber dasselbe zeigt, und Fig. 75), die dorsale Wand wird sehr schmal, so dass der Durchschnitt dreieckig, die Gesamtdorm etwa die einer Pyramide wird, und die Zellen bleiben unverändert. Dieser Unterschied scheint in Beziehung zu stehen mit einem andern. Mit den Vornierenephrotomen wurde nämlich in den vordern Segmenten zugleich, in den hintern etwas später das Canälchen angelegt, die Entwicklung setzte sich ohne Unterbrechung fort, hier dagegen finden wir, dass die Nephrotome auf derselben Stufe der Ausbildung längere Zeit verharren und die Anlage des Canälchens eine geraume Zeit später auftritt, z. B. war das Nephrotom im 30. Segment auf dem Stad. 17 gebildet, die ersten Anzeichen einer Anlage des Canälchens aber werden erst auf dem Stad. 20 oder 21 erkennbar. Weiter hängt vielleicht mit dieser Verspätung derselben noch ein Unterschied zusammen, welcher die Abgrenzung des Nephrotoms gegen die Seitenplatte betrifft und welcher schon im vorigen Capitel hervorgehoben wurde. In einigen wenigen Fällen, z. B. Fig. 84, Taf. 6 (Segm. 31), kann die Peritonealverbindung dauernd offen bleiben, in den meisten

aber schliesst sie sich vollständig, und zwar je weiter nach hinten, um so früher, hinten sogar schon vor Anlage des Nephrotoms. Die Trennung ist eine vollständige. Eine Berührung der benachbarten Wände kann zwar häufig angetroffen werden, aber stets sind dieselben von einander scharf geschieden, und oft ist zwischen beiden eine Lücke, in welche sich Bindegewebszellen eindringen, vorhanden. Von einem Contact, wie er für die Vornierennephrotome beschrieben wurde, kann jeden Falls keine Rede sein. Und ebenso wenig findet eine engere Verbindung mit irgend einem andern Organ statt, die Nephrotome sind stets allseitig scharf abgegrenzt.

Wenn die Differenzirung der Nephrotome beginnt, so treten jederseits auch die obere Nierenvene (Fig. 75 *onv*) und die hintere Cardinalvene auf, zuerst als enge Gefässe, die sich aber bald erweitern (Fig. 75—77 *rcv*). Die erstere liegt dorsal vom Vornierengang und die letztere medial vom Nephrotom, sich etwas unter dessen ventrale Wand schiebend und so dasselbe von der Seitenplatte abdrängend.

Die Differenzirung schreitet zwar im Allgemeinen vom 30. Segment caudalwärts allmählich fort, aber im Einzelnen ist der Verlauf etwas ungleich rasch in den verschiedenen Segmenten.

Als die erste Bildung ist zu nennen ein Divertikel der lateralen Wand. Da die letztere dem Vornierengang eng anliegt, muss dasselbe sich dorsalwärts wenden, und es scheint deshalb auf den Schnitten, als ob es nicht nur der lateralen Wand, sondern auch der dorsalen angehöre. Anfangs setzt es sich nur wenig von den anliegenden Theilen ab, die verschiedene Stellung der Zellen und eine leichte Furche an der medialen Seite kennzeichnen die Anlage allein (Fig. 76 *urn<sub>1</sub>*), erst ein stärkeres Auswachsen lässt es deutlicher vom Nephrotom abgrenzen (Fig. 77 *urn<sub>1</sub>*). Dieses Divertikel stellt die Anlage des Urnierenanälchens dar. Kurz nach dem Auftreten desselben machen sich andere Veränderungen nach andern Richtungen geltend. An der ventralen Wand, nahe dem lateralen Rande entsteht ein ähnliches, wenn auch kleineres Divertikel, das, da die Stelle von Anfang an nahe der Leibeshöhlenwand liegt, diese bald erreicht. Dieses Divertikel ist die Anlage des Peritonealcanals (Fig. 77, 78 *ptr<sub>1</sub>*). Endlich wächst das Nephrotom auch an der medialen hintern Ecke aus und giebt hier durch Abschnürung eines Theils, an welcher alle Wände, ausser der lateralen, betheilig sind, der Anlage eines secundären Urnierenabschnitts, eines secundären Nephrotoms, den Ursprung; auf dieses werde ich näher im folgenden Theil

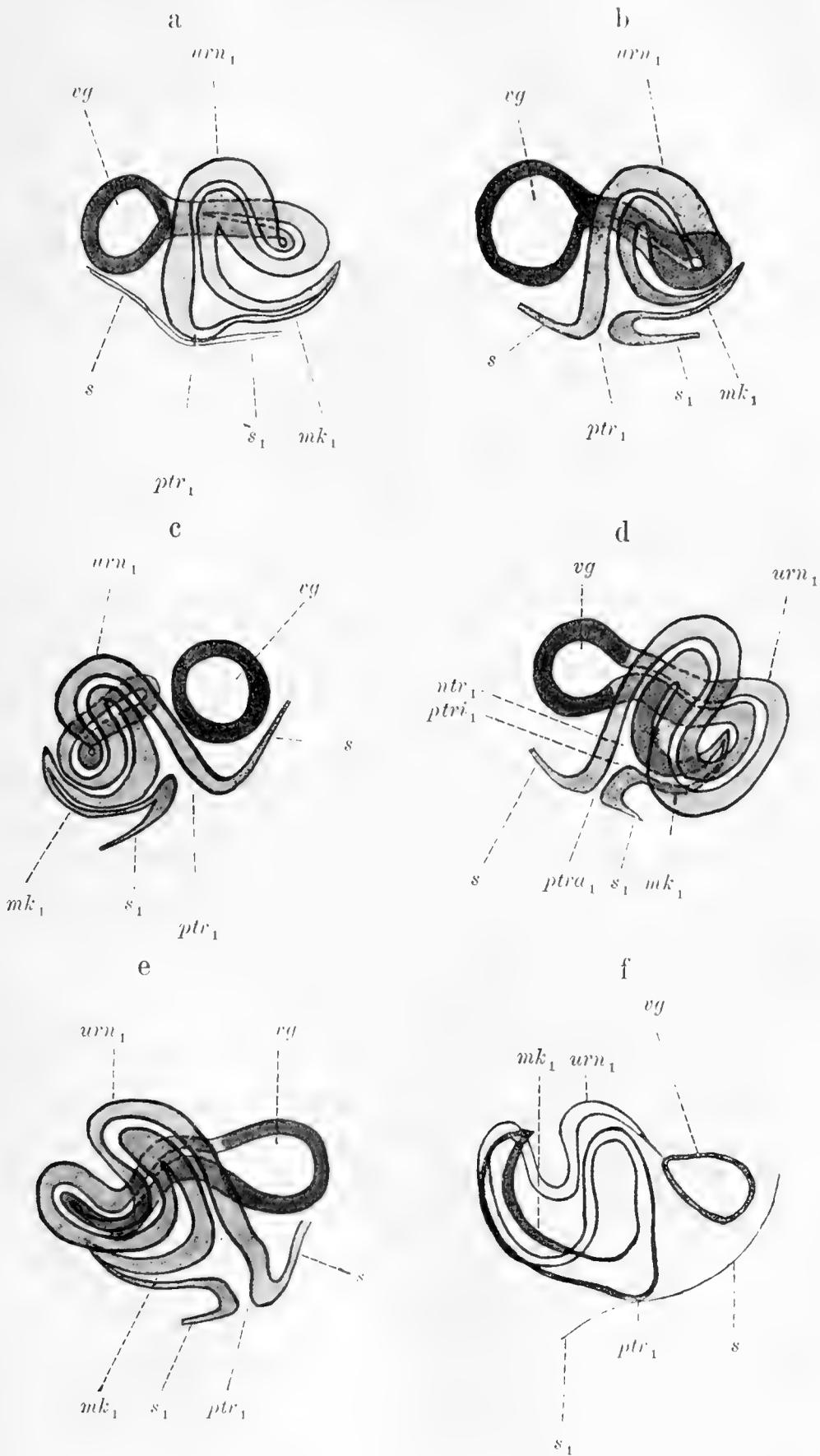
eingehen. Somit kann man jetzt unterscheiden: 1) die Anlage des Canälchens als Divertikel der lateralen Wand, 2) die Anlage des Peritonealcanals als Divertikel der ventralen Wand, 3) die Anlage eines secundären Nephrotoms als Knospe des primären und 4) das übrig bleibende Nephrotom oder, wie es jetzt bestimmter bezeichnet werden kann, die Anlage der BOWMAN'schen Kapsel.

Verfolgen wir nunmehr die Ausbildung der einzelnen Theile weiter. Die Anlage des Canälchens wächst zunächst in dorsaler Richtung am Vornierengang entlang weiter, bis sie etwa die Höhe seiner dorsalen Wand erreicht hat, dann biegt die Spitze lateralwärts um (Fig. 78), presst sich der medialen Wand des Ganges in der dorsalen Hälfte eng an, derart, dass dieselbe etwas nach innen eingebuchtet wird, und keilt sich zwischen die Zellen des Ganges (Fig. 79, 80) ein, so dass sie von dem Lumen desselben bald nur durch eine dünne Scheidewand getrennt ist. Indem dann die Zellen des Canälchens und der Wand des Ganges aus einander weichen, ist die Communication zwischen den Lumina beider hergestellt. Daraus geht hervor, dass an der Herstellung der Verbindung der Gang in keiner Weise direct betheilig ist. Die Vereinigung ist sehr früh erreicht, bevor das MALPIGHI'sche Körperchen, der Peritonealcanal gebildet ist und bevor das Canälchen histologisch differenzirt ist. Allerdings bleibt die Einmündungsstelle so lange spaltförmig (Fig. 82, 83 *urn<sub>1</sub>*), als die Urniere nicht functionirt. Auch in Bezug auf die Zeit der Verbindung können Variationen vorkommen, so z. B. in Fig. M, c, welche das linke Canälchen des 31. Segments wiedergibt, ist die Verbindung noch nicht hergestellt, während es beim rechten der Fall ist, und das Gleiche zeigt Fig. M, f von einem noch weiter entwickelten Canälchen des 48. Segments. Als Regel muss aber für die Zone Segment 30—92 die frühzeitige Vereinigung des Canälchens mit dem Gang gelten.

Die Aufknäuelung des Urnierencanälchens, welche weit stärker ist als diejenige des Vornierencanälchens, verläuft zwar nicht stets auf dieselbe Weise, aber es lässt sich im Allgemeinen doch eine bestimmte Aufeinanderfolge der Windungen feststellen. Um dieselben übersichtlicher darzustellen, habe ich in den Figg. M, f—l die Wände des Canälchens nur durch einfache Linien wiedergegeben; bemerkt sei, dass sie bei derselben Vergrößerung wie die Figuren, welche Vornierencanälchen darstellen, gezeichnet sind.

Bis zur Vereinigung mit dem Gang kann man am Canälchen (Fig. 78—80, Taf. 5 *urn<sub>1</sub>*) einen dorsalwärts aufsteigenden und einen seit-

Fig. M, a—l.



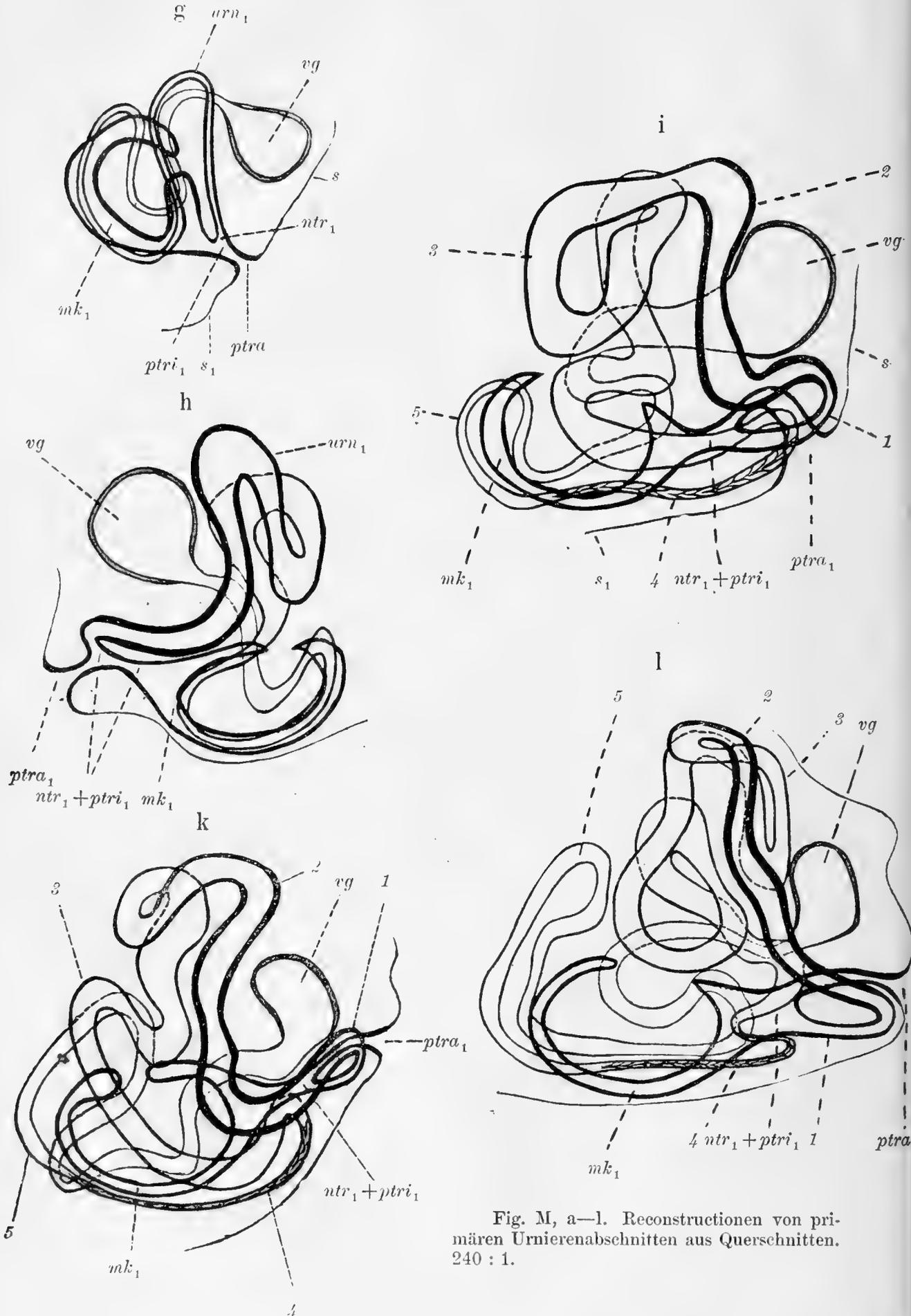


Fig. M, a—l. Reconstructions von primären Urnierenabschnitten aus Querschnitten. 240 : 1.

wärts ziehenden Schenkel unterscheiden, die ziemlich in derselben verticalen Ebene liegen. Der beide verbindende Theil knickt sich dann ventral- und medialwärts ein, es entsteht so zwischen beiden Schenkeln ein gebogenes Verbindungsstück (Fig. M, a, b); dieselben liegen jetzt nicht mehr in einer Ebene, sondern der aufsteigende hinten, der andere, welcher in den Gang mündet, vorn. In Folge dessen kann jetzt das ganze Canälchen nicht mehr auf einem Schnitt getroffen werden (Fig. 81—83 *urn*<sub>1</sub>). Nun bilden sich 2 ventral gerichtete Schleifen aus, und zwar liegt die eine grössere zwischen dem aufsteigenden Schenkel und dem Anfang des Verbindungsstücks (Fig. M, d), und die andere, etwas später folgende liegt zwischen dem Ende des letztern und dem lateral gerichteten Schenkel (Fig. M, e—g). Mithin kann man jetzt folgende Theile am Canälchen unterscheiden: 1) den von der Kapsel ausgehenden aufsteigenden Schenkel, 2) eine ventral gebogene, hufeisenförmige Schleife, welche beide im hintern Theil des Segments liegen, dann 3) ein Verbindungsstück, das nach vorn und dorsalwärts zieht und übergeht 4) in eine neue, hufeisenförmige Schleife, und ihr aufsteigender Schenkel führt dann 5) in ein Stück, das in lateraler Richtung zum Gang zieht. Die letzten beiden Theile liegen mehr im vordern Theil des Segments. Nachdem das Canälchen so weit gebildet ist, treten die ersten histologischen Differenzirungen auf, besonders erhält der aufsteigende Schenkel oder das erste Stück Geisseln, und dadurch ist das Verfolgen der weitem Windungen erleichtert. Zunächst wächst der zwischen dem Ende des ersten Stückes und dem Anfang der ersten Schleife liegende Theil stärker aus und zwar ventralwärts und drückt hierbei das erste Stück aus der frühern verticalen in eine horizontale und cranialwärts gerichtete Lage (Fig. M, h—l). Aus diesem Grunde konnte dieses erste Stück in den Figuren nicht in ganzer Länge wiedergegeben werden, es ist in den Fig. M, i—l mit 1 bezeichnet, das neu gebildete Stück mit 2. Ausser dieser Verlängerung windet sich der Anfangstheil der ersten Schleife und das Endstück des Canälchens, so dass allmählich dann folgendes Bild entsteht: Von der BOWMAN'schen Kapsel zieht das Canälchen zuerst horizontal an der ventralen Fläche der Niere cranialwärts (erstes Stück), dann biegt es plötzlich um und steigt am Vornierengang auf der medialen Seite vorbei zur dorsalen Seite empor (zweites Stück), geht dann über in eine ventral ausgebogene, hufeisenförmige Schleife; ihr absteigender Schenkel senkt sich unter starken Windungen wieder nach der hintern lateralen Ecke, also fast zu dem Ort, von welchem das erste

Stück ausging (drittes Stück), hier biegt das Canälchen um und verläuft an der ventralen Fläche medialwärts (viertes Stück), steigt dann wieder aufwärts, wendet sich etwas der Mitte des Segments zu und geht dann über in eine zweite, ähnlich wie die erste gerichtete Schleife, die dann unter verschiedenen starken Windungen zu dem Vornierengang, der dorsal an der lateralen Seite der Niere gelegen ist, zieht und in diesen einmündet (fünftes Stück). Wie die Darstellung des fertigen Baues der Urniere zeigen wird, fällt auch hier die Eintheilung des Canälchens auf Grund der Lagerung nicht ganz mit derjenigen zusammen, welche durch die histologischen Verschiedenheiten der Theile veranlasst wird. Es müssen dann die fünf Stücke unterschieden werden, welche oben in den Klammern als erstes, zweites etc. Stück und in den Figuren mit 1, 2, 3, 4 und 5 bezeichnet sind.

Das zweite Divertikel des Nephrotoms, aus welchem der Peritonealcanal hervorgeht, ist einfacher in seiner Ausbildung zu verfolgen. Wie schon erwähnt wurde, erreicht es mit seiner Spitze bald die Wand der Leibeshöhle, und in ähnlicher Weise wie das andere dem Vornierengange presst es sich mit der Spitze derselben eng an, die Zellen platten sich stark ab, und durch Auseinanderweichen der Zellen beider Wände erfolgt eine Vereinigung der beiden Lumina. Daraus folgt, dass der ganze Peritonealcanal nur von Theilen des Nephrotoms gebildet wird (Taf. 5, Fig. 78—81, 83 *ptr*<sub>1</sub>). Die Oeffnung weitet sich trichterförmig auf, und ebenso gestaltet sich die Oeffnung in die Nephrotomhöhle. Wir können mithin auch hier einen äussern und einen innern Peritonealtrichter unterscheiden; die Zellen des Canals und der Trichter bilden zu gleicher Zeit wie das erste Stück des Canälchens Geisseln. Der äussere Trichter liegt Anfangs mehr an der ventralen Seite der Niere, später aber rückt er mit dem Vornierengang allmählich mehr und mehr an der lateralen Wand dorsalwärts, behält zu dem Gang mithin die Lage, welche er auch Anfangs hatte (Fig. 104, 107, 109, Fig. M, a—1 *ptr*<sub>1</sub>); mit dem Trichter wird natürlich auch der Canal selbst verlagert und verlängert sich zugleich bedeutend. Während er Anfangs direct dorsalwärts in die Kapsel führte, bildet er später, da die Kapsel nur etwas medialwärts rückt, sonst nahe der ventralen Fläche liegen bleibt, einen ventral gerichteten leichten Bogen.

Die Zeit der Oeffnung des Canals in die Leibeshöhle kann etwas variiren, wie die Figg. M, a, f und N lehren. In manchen, wenn auch seltenen Fällen, bleibt ja die alte Peritonealverbindung zwischen

Urwirbel und Seitenplatte überhaupt erhalten, führt also direct in den Peritonealcanal über (z. B. Fig. 84), und daraus ist zu schliessen, dass auch in den Fällen, in welchen eine vollständige Trennung erfolgt war und der Canal sich neu bildete, derselbe an der gleichen Stelle entsteht, an welcher die frühere Verbindung bestanden hat. Weiter geben diese Verschiedenheiten zu Bedenken Anlass, ob die früher geäusserte Ansicht richtig ist, dass an der Bildung des Peritonealcanals der Vorniere nicht nur das Nephrotom, sondern auch die Seitenplatte betheiligt ist, zumal derselbe auch im Bau vollständig demjenigen der Urniere gleicht.

Es ist aber auch möglich, dass diese Verschiedenheit durch die nur kurze Zeit bestehende Aufhebung der Peritonealverbindung in den Vornierensegmenten bedingt ist. Eine grössere Bedeutung scheint mir einem derartigen Unterschied in der Bildungsweise, wenn er wirklich vorhanden ist, nicht zuzukommen.

Was nun den letzten Theil eines Urnierenabschnitts betrifft, die BOWMAN'sche Kapsel, so geht sie, wie schon berichtet wurde, aus dem Nephrotom selbst hervor. Bald nach der Anlage der besprochenen Divertikel beginnt sich die dorsale gegen die ventrale Wand vorzubuchten, so dass zwischen beiden der Hohlraum sehr verengert wird. Das Nephrotom erhält dadurch die Form einer doppelwandigen, Anfangs flachen, später durch stärkere Auffaltung der Ränder tiefern Schale. Sehr bald nach der Abschnürung des Nephrotoms waren die Zellen der ventralen Wand etwas niedriger geworden, während die der andern ihre Cylinderform beibehielten (Fig. 75 *n*). Diese Unterschiede werden jetzt schärfer, die erstern werden plattenförmig (Fig. 78, 79, 82 u. 83 *mk*<sub>1</sub>), bald stellt die Wand nur noch eine dünne Membran dar, die durch die Kerne hin und wieder aufgetrieben erscheint. Die Zellen der dorsalen Wand zeigen auch jetzt noch keine merkbaren Veränderungen, diese treten erst ein, wenn von der Aorta ein hohler Spross in den Hohlraum der Schale einwuchert (Fig. 83 *gl*) und hier sich aufzuknäueln anfängt. Die Zellen verändern sich dann in gleicher Richtung wie diejenigen der ventralen Wand, so dass zwischen beiden bald kein

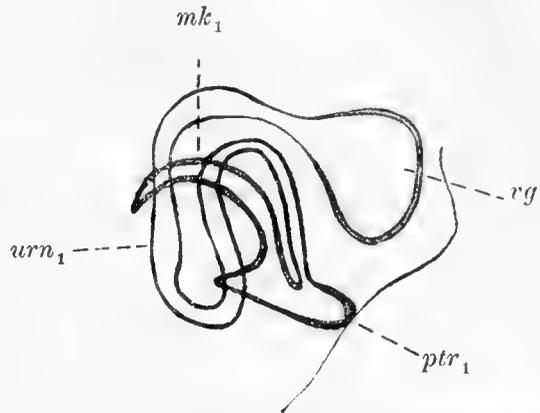


Fig. N. Reconstruction eines primären Urnierenabschnitts aus Querschnitten. 240 : 1.

Unterschied mehr besteht (Fig. 85, 86, 98 *mk*<sub>1</sub>). Wenn man die Figg. 79—83 und M, c—e betrachtet, so könnte man auf den Gedanken kommen, dass die Windungen des Canälchens, welche sich zum Theil gegen die Kapsel richten und in der Einbuchtung der dorsalen Wand gelagert sind, die Ausbildung der Schalenform bedingen oder mit beeinflussen. Dass indessen diese Vermuthung nicht richtig ist, geht aus der Fig. N hervor, welche einen Fall darstellt, dem man besonders in der hintern Region häufiger begegnet, in welchem die Kapsel eine ganz andere Lage hat und keine Windung des Canälchens in ihr liegt. Ebenso wenig kann die Form auch durch die Anlage des Glomerulus bedingt sein, da dieser erst später auftritt. Demselben ist wahrscheinlich nur die Abflachung der dorsalen Wand zuzuschreiben. Die Ausbildung der Kapselform erfolgt aber unabhängig von beiden Theilen.

Als die wichtigsten Resultate dieses Capitels hebe ich hervor, dass ebenso wie die Vornierenkammer auch die BOWMAN'sche Kapsel nicht als ein aufgetriebener Abschnitt eines Nierencanälchens betrachtet werden kann, sondern vielmehr beide aus dem Nephrotom, d. h. dem abgegliederten ventralen Theil des Urwirbels direct hervorgehen, dass das Canälchen und ebenso auch der Peritonealcanal als Divertikel aus denselben entstehen und dass die letztern beiden von einander unabhängige Bildungen sind, nicht als Theile einer und derselben aufgefasst werden können. Vergleichen wir den Ort der Bildung beider in der Vorniere und Urnieren, so ergibt sich, dass der Peritonealcanal in beiden an derselben Stelle sich bildet, nämlich aus der ventralen Wand nahe der lateralen aus dem Nephrotom entsteht, und dass das Canälchen der lateralen Wand angehört. In Folge der engen Lagerung des Nephrotoms am Vornierengang kann es nicht wie das Vornierencanälchen lateralwärts vorwachsen, sondern richtet sich dorsalwärts und täuscht dadurch das Bild vor, als ob es aus der dorsalen lateralen Ecke hervorgehe.

---

Es bleibt jetzt noch übrig, die Anlage und das Schicksal der Knospe, welche in der hintern medialen Ecke des Nephrotoms sich bildet, näher zu betrachten.

b) Die Entwicklung der secundären, tertiären u. s w. Urnierenabschnitte. Da dieser Vorgang sich am hintern medial gelegenen Ende des Nephrotoms abspielt, so ist derselbe am besten auf Längsschnitten zu verfolgen, und da weiter die beiden Divertikel auf der lateralen Seite liegen, so können die Schnitte diese nicht zugleich

mit treffen, sondern nur die eine Windung des Canälchens, welche der dorsalen Wand angelagert ist (Fig. 93—96  $urn_1$ ). Das Nephrotom, welches bereits die Form einer flachen Schale besitzt, wölbt sich an der hintern medialen Ecke etwas empor (Fig. 93  $urn_{II}$ ), und in der dorsalen Wand tritt eine Anfangs leichte (Fig. 94  $urn_{II}$ ), dann tiefer einschneidende Furche auf, durch welche ein Stück vom Nephrotom abgesetzt erscheint. Indem die bald sehr dünne Verbindung auch gelöst wird, ist dasselbe völlig abgetrennt. Der ganze Process besteht also in der Abschnürung einer Knospe; sie bildet die Anlage eines secundären Nephrotoms, aus welchem sich, wie sich zeigen wird, ein secundärer Urnierenabschnitt und die Anlage eines tertiären Nephrotoms entwickeln wird. Die Form der Knospe ist im Allgemeinen die eines mehr oder wenigen kugligen Bläschens welches ein sehr enges, meist kaum hervortretendes Lumen hat und dessen Wände aus hohen Cylinderzellen bestehen. Besonders auf jüngern Stadien, z. B. Fig. 98 ( $urn_{II}$ ), ist dasselbe manchmal ventral in einen Zipfel ausgezogen, welcher gegen die hintere Wand des primären MALPIGHI'schen Körperchens gerichtet ist oder auch mit ihr noch in Verbindung sein kann; derselbe ist noch ein Rest der ehemaligen Verbindung mit dem Nephrotom, welcher nach dem Beginn der weitem Differenzirung sich verliert. Entsprechend dem Orte der Entstehung liegt das secundäre Nephrotom hinter dem primären MALPIGHI'schen Körper, und zwar etwas dorsalwärts und dem Vornierengang eng an. Abgesehen von der geringern Grösse und von der von der Seitenplatte mehr entfernten Lage stimmt es mit dem primären Nephrotom vor dem Beginn seiner Ausbildung überein. Auch darin gleicht es demselben, dass eine ziemlich lange Zeit vergeht, bis es sich weiter entwickelt, nämlich vom Stad. 30 bis zum Stad. 40 bleibt es fast unverändert, nur eine kleine Streckung und Abplattung macht sich bemerkbar. Da der primäre Urnierenabschnitt sich inzwischen ausgebildet hat, so fällt das secundäre Nephrotom durch seine compacte Form und die in Folge dessen dunkle Färbung auf den Schnitten sofort auf, besonders auf Längsschnitten ist es ohne Mühe aufzufinden. Die Fig. 98 giebt einen solchen Längsschnitt wieder. In jedem Segment findet sich hinter dem primären MALPIGHI'schen Körperchen ( $mk_1$ ), welches an der hintern Seite des Urnierenabschnitts ventral gelegen ist, und etwas dorsalwärts ein derartiges Bläschen ( $urn_{II}$ ).

Kurze Zeit nach dessen Bildung treten in der medialen Wand des Vornierenganges eigenthümliche Veränderungen auf (Fig. 99).

Ein kleiner Theil der Wand färbt sich scheinbar dunkler; eine genaue Betrachtung lehrt, dass diese Verschiedenheit daher rührt, dass die Zellen sich an dieser Stelle vermehrt haben, schmaler und auch die Kerne der Form derselben entsprechend länglich geworden sind. Dann buchtet sich diese Stelle aus (Fig. 97 *vg*<sub>1</sub>) und wächst medialwärts mehr und mehr bis zu bedeutender Länge vor (Fig. 99—102 *vg*<sub>1</sub>). Dabei wird das secundäre Nephrotom (*urn*<sub>11</sub>), welches dem distalen Ende der Ausbuchtung anliegt, mit dessen Vorwachsen ebenfalls vom Vornierengang entfernt. Vielleicht mag diese Veränderung auch in der Weise aufzufassen sein, dass das secundäre Nephrotom durch das auswachsende primäre Canälchen vom Vornierengang abgedrängt wird und die Ausbuchtung demselben folgt. Bis zur fertigen Ausbildung des secundären Canälchens bleibt das Lumen der Ausbuchtung im proximalen Theil nur spaltförmig, dagegen erweitert es sich im distalen Theil, und hier mündet später das secundäre Canälchen ein (vgl. Fig. 196, Taf. 18, *urn*<sub>2</sub>). In Bezug auf die Verbindung des letztern mit dem Gang ergibt sich mithin ein wesentlicher Unterschied gegenüber dem primären, indem dieses selbständig ganz bis zum Gang vorwächst und sich in diesen eröffnet, dem secundären dagegen der Gang eine Ausbuchtung entgegen sendet. Da die letztere hinten liegt, das primäre Canälchen dagegen weiter vorn in den Gang mündet, so sind beide durch eine ziemliche Strecke von einander getrennt.

Die enge Beziehung, welche das secundäre Nephrotom zum Gang, bzw. zu dessen Ausbuchtung durch die enge Anlagerung zeigt, wird bald durch neue Veränderungen wieder aufgehoben. Dasselbe plattet sich ab und nimmt eine ähnliche Gestalt wie das primäre, nämlich die einer doppelwandigen Schale an. In der lateralen Wand erhebt sich zuerst ein wieder dorsalwärts gerichtetes Divertikel, es ist die Anlage des secundären Urnierencanälchens (Fig. 104a *urn*<sub>2</sub>), kurz nachher tritt auch in der ventralen Wand auf der lateralen Seite eine Vermehrung der Zellen ein, und sie bilden ebenfalls ein kleines Divertikel, welches ventralwärts gerichtet ist, die Anlage des secundären Peritonealcanals (Fig. 105, 106 *ptr*<sub>2</sub>), endlich wird an der hintern medialen Ecke wieder eine Knospe gebildet, die Anlage eines tertiären Nephrotoms. Diese letztere Bildung möge zunächst verfolgt werden. Da das secundäre Nephrotom meist etwas anders gelagert ist als das primäre, nämlich die hintere Ecke mehr medialwärts gekehrt ist, so zeigen Querschnitte diesen Vorgang besser als Längsschnitte. In Fig. 104a—c habe

ich 3 einander folgende Schnitte durch das secundäre Nephrotom abgebildet. Der Schnitt Fig. 104a hat nur die Anlage des Canälchens getroffen ( $urn_2$ ), der Peritonealcanal ist noch nicht angelegt. Fig. 104b zeigt den Haupttheil der Ausbuchtung des Ganges ( $vg_1$ ) und weiter auf der medialen Seite die Anlage der Knospe; sie ist aber erst in voller Breite getroffen auf dem nächsten Schnitt (Fig. 104c  $urn_{III}$ );

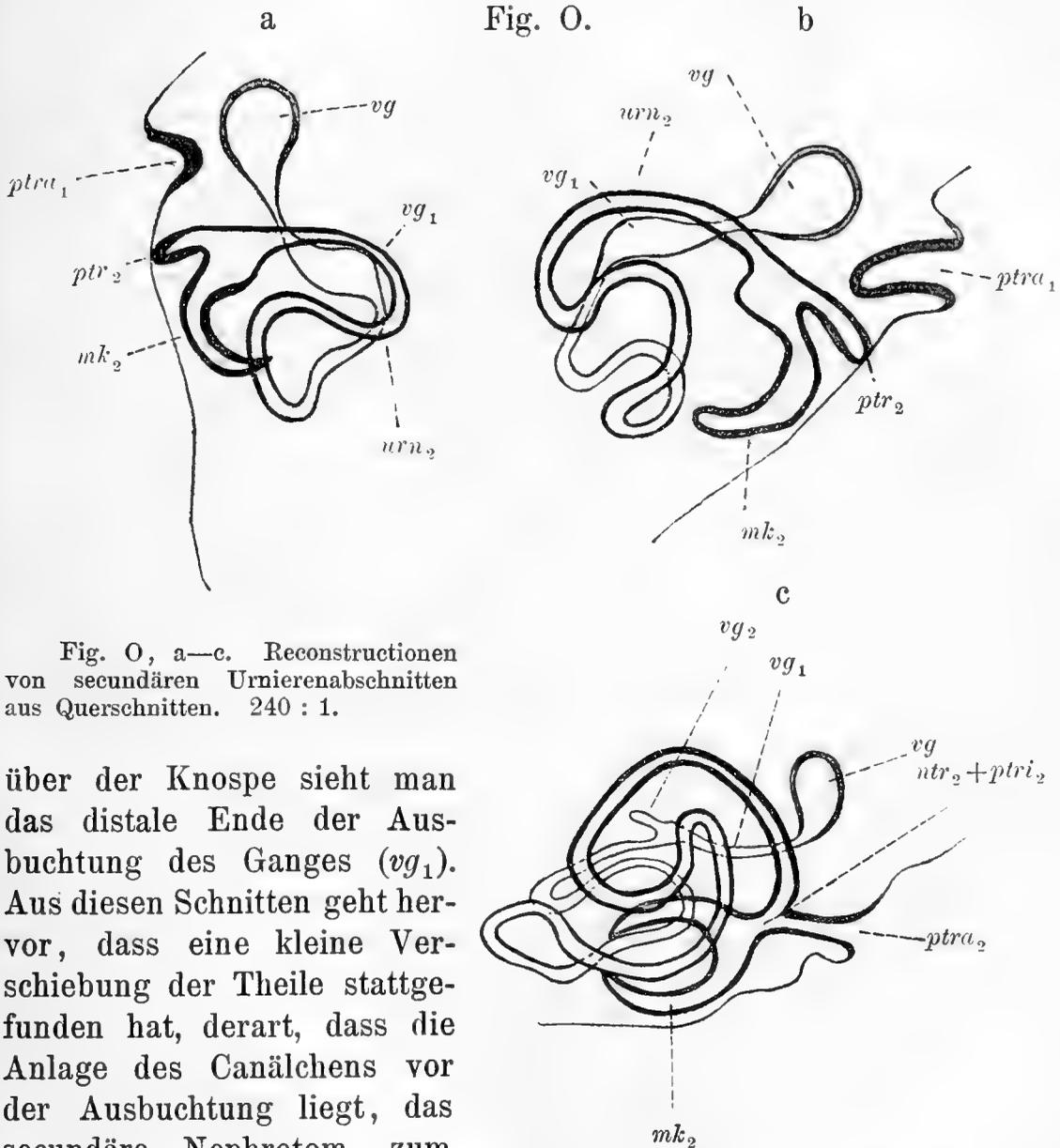


Fig. O, a—c. Reconstruktionen von sekundären Urnierenabschnitten aus Querschnitten. 240 : 1.

über der Knospe sieht man das distale Ende der Ausbuchtung des Ganges ( $vg_1$ ). Aus diesen Schnitten geht hervor, dass eine kleine Verschiebung der Theile stattgefunden hat, derart, dass die Anlage des Canälchens vor der Ausbuchtung liegt, das secundäre Nephrotom zum grössten Theil unter derselben, die neue Knospe dagegen jetzt den Platz einnimmt, welchen früher das secundäre Nephrotom hatte. Allerdings ist auch das distale Ende der Ausbuchtung etwas nach hinten umgebogen (Fig. 104c  $vg_1$ ). Die Abschnürung der Knospe erfolgt dann in derselben Weise wie diejenige der ersten

(Fig. 100, 101, 103, 104  $urn_{III}$ ), und weiter entsteht am distalen Ende der Ausbuchtung des Ganges eine neue kleine secundäre, welcher das tertiäre Nephrotom angelagert ist. Dieselbe tritt Anfangs weniger deutlich hervor, weil sie gewöhnlich nur durch eine leichte Verengerung des Lumens von der primären sich absetzt. Erst wenn das secundäre Canälchen sich mit der primären Ausbuchtung an ihrem distalen Ende verbunden hat, ist sie leicht zu erkennen, weil die Einmündungsstelle stärker erweitert ist und die secundäre Ausbuchtung nur durch einen schmalen Spalt mit jener in Verbindung steht, gewöhnlich auch nach hinten umgebogen oder wie abgeknickt erscheint. So zeigen sie Fig. 103 ( $vg_2$ ), auf welcher bei  $urn_2$  das secundäre Canälchen einmündet, und Fig. O, c ( $vg_2$ ).

Ebenso wie das secundäre verharret auch wieder das tertiäre lange Zeit auf demselben Stadium und zwar so lange, bis der secundäre Urnierenabschnitt vollständig ausgebildet ist, d. h. bis zum Ende der Entwicklung in den Eihüllen. Es ist in Bezug auf Form, enge Zusammenordnung der Zellen, Enge des Lumens dem secundären auf gleichem Stadium völlig ähnlich. Der Längsschnitt Fig. 110 giebt ein Uebersichtsbild über die Verhältnisse von einem alten, nahe vor dem Freiwerden stehenden Embryo. Von vorn nach hinten vorgehend, trifft man zuerst im Segment die Windungen des functionirenden primären Canälchens ( $urn_1$ ), dann am Ende des primären Abschnitts das primäre MALPIGHI'sche Körperchen ( $mk_1$ ), darauf folgt der noch nicht ganz fertige, daher noch enger zusammengedrückte secundäre Urnierenabschnitt mit dem secundären Canälchen ( $urn_2$ ) und dem secundären MALPIGHI'schen Körperchen ( $mk_2$ ), und hinter dem letztern liegt etwas dorsalwärts das tertiäre Nephrotom ( $urn_{III}$ ), dicht unter der secundären Ausbuchtung des Ganges ( $vg_2$ ).

Die Ausbildung des tertiären und der noch folgenden Urnierenabschnitte habe ich nicht genauer untersucht. Bei einem jungen Thier von 9 cm Länge habe ich den tertiären bereits in Function gefunden, und weiter lag einer neuen, also tertiären Ausbuchtung, welche von der Einmündungsstelle des tertiären Canälchens ausging, ein neues Bläschen an, das nur als Anlage des quartären Urnierenabschnitts aufgefasst werden kann. Aeltere Thiere zeigten bis zu 8 Urnierenabschnitte in einem Segment (nach der Zahl der MALPIGHI'schen Körperchen) fertig ausgebildet, doch habe ich neue Anlagen nicht gefunden. Da indessen die Conservirung (Chromsäure) keine hierfür völlig genügende war, so kann diese Angabe falsch sein. Mit Bestimmtheit kann ich mich daher nur über die Bildung

der ersten 3 aussprechen, ich zweifle aber nicht, dass, da der 4. dasselbe Bild nach seiner Anlage zeigt, auch für die spätern der Bildungsmodus derselbe ist. Es würden dann alle nach dem primären erscheinenden Abschnitte durch Knospung von dem vorhergehenden entstehen, alle also in letzter Linie vom primären Nephrotom sich ableiten. Ein ganz ähnlicher Process spielt sich auch am Gang ab, nur dass hier die erste Knospe mit dem Gang und die spätern jede mit der vorhergehenden in Verbindung bleibt. Während das primäre Canälchen in den Gang selbst einmündet, haben alle spätern einen gemeinsamen Sammelgang, in welchen der älteste dem Anfang desselben, der jüngste dem Ende am nächsten sich öffnet.

Kehren wir nunmehr zur Ausbildung des secundären Urnierenschnitts zurück! Wir haben hier noch zu verfolgen die Entwicklung der beiden Divertikel, welche die Anlage des Canälchens und Peritonealcanals darstellen, und die Umgestaltung des secundären Nephrotoms selbst zur secundären BOWMAN'schen Kapsel. Die weitere Ausbildung der drei Theile nimmt im Wesentlichen denselben Verlauf wie die der primären, so dass ich mich hauptsächlich darauf beschränken kann, die Unterschiede hervorzuheben. Ein solcher er giebt sich in Bezug auf die Richtung des Auswachsens des secundären Canälchens. Dasselbe wächst zuerst dorsalwärts (Fig. 106 *urn*<sub>2</sub>), wie das primäre, und so erscheint es auch hier als ein Divertikel, das aus der lateralen dorsalen Ecke hervorgeht, nicht allein aus der lateralen. Für die gleiche Erscheinung beim primären wurde als Ursache die enge Anlagerung der lateralen Wand des Nephrotoms an den Vornierengang angegeben. Da das secundäre Nephrotom nun aber vom Gang weit entfernt liegt, so kann hier dieselbe Ursache für das Wachsthum des secundären Canälchens in dorsaler Richtung zwar nicht in Frage kommen, aber es ist doch eine ähnliche Ursache. Denn das Canälchen verbindet sich nicht mit dem Gang, sondern mit der Ausbuchtung desselben, und ihr distales Ende liegt etwas hinter dem Nephrotom. Um sich mit demselben zu verbinden, muss das Canälchen dorsalwärts und dann nach hinten wachsen. Die Verbindung tritt auch hier gewöhnlich ziemlich früh ein, doch kommen auch hier Ausnahmen vor. Auf die weitere Aufwindung des secundären Canälchens will ich nicht weiter eingehen. Wie die Reconstructionen Fig. O, a—c, welche drei verschiedene Stadien darstellen, erkennen lassen, scheint dieselbe in wesentlich derselben Weise zu verlaufen wie diejenige des primären. Vom Nephrotom, bzw. von der Kapsel geht zunächst ein Stück aus, das

im Bogen dorsalwärts zieht, dessen Zellen im proximalen Theil bald Geisseln bilden (Fig. 109 *urn<sub>2</sub>*), dann sind weiter wieder 2 ventralwärts ausgebogene Schleifen zu unterscheiden, welche durch Verbindungsstücke mit einander und mit dem ersten und letzten Stück, das in die Ausbuchtung des Ganges (*vg<sub>1</sub>*) am distalen Ende einmündet, vereinigt sind. Das letztere ist, so lange das Canälchen nicht functionirt, blasenförmig aufgetrieben, wie die Figuren es zeigen. In Fig. O, c ist auch die secundäre Ausbuchtung (*vg<sub>2</sub>*) dargestellt, welche das tertiäre Canälchen später aufnimmt. Hervorzuheben ist noch, dass die Ausbildung des Canälchens in den verschiedenen Segmenten oft sehr ungleichmässig rasch verläuft; in demselben Segment kann das der einen Seite schon weit entwickelt sein, während das der andern Seite noch in den ersten Stadien der Windungen sich befindet.

In Folge der grössern Entfernung von der Wand der Leibeshöhle muss das ventrale Divertikel hier länger auswachsen, doch lehrt ein Vergleich der Figg. 106—110 und Fig. O, a, b, dass dadurch, dass vielleicht in Folge der Ausbildung des Canälchens die Kapsel ventralwärts hinter die primäre rückt, diese Entfernung verkürzt wird. Die Zellen des secundären Peritonealcanals, welcher sonst ganz dem primären gleicht, bilden schon vor der Herstellung der Oeffnung in die Leibeshöhle (Fig. 109 *ptr<sub>2</sub>*) Geisseln. Sein distales Ende liegt zwar schon lange Zeit zuvor deren Wand eng angepresst, aber der Durchbruch erfolgt erst, nachdem das Canälchen fast fertig ausgebildet ist. Der secundäre äussere Peritonealtrichter liegt nahe dem primären, auf derselben Höhe oder etwas dahinter, stets aber etwas medialwärts (Fig. 107, 109, Fig. O, a, b *ptr<sub>2</sub>* u. *ptr<sub>1</sub>*). Auch die innere Oeffnung gestaltet sich trichterförmig, sie bildet den secundären innern Peritonealtrichter (*ptri<sub>2</sub>* Fig. O, c).

Die Figg. 106—110 (*mk<sub>2</sub>*) lassen ohne weitere Worte erkennen, wie das secundäre MALPIGHI'sche Körperchen sich in ganz derselben Weise ausbildet wie das primäre. Anfangs (Fig. 109 *mk<sub>2</sub>*) mehr dorsal gelegen, rückt es später, wie schon erwähnt wurde, an die ventrale Nierenfläche (Fig. 110 *mk<sub>2</sub>*). Hervorgehoben muss als eine Abweichung vom primären werden, dass das Vas afferens, welches den secundären Glomerulus bildet, nicht von der Aorta direct entspringt, sondern sich vom primären abzweigt (Fig. 196, *vaf<sub>1</sub>* u. *vaf<sub>2</sub>*, Taf. 18). Auch der tertiäre und quartäre Urnierenabschnitt scheint sich in Bezug auf die Lage des MALPIGHI'schen Körperchens ganz ähnlich zu verhalten wie die ersten beiden. Da-

gegen behalten die spätern ihre anfänglich dorsale Lage bei, und weiter ist es mir zweifelhaft, ob sich bei ihnen noch ein äusserer Peritonealtrichter ausbildet und nicht in ähnlicher Weise wie bei den gleich zu betrachtenden hintern Urnierenabschnitten eine Verbindung mit den Peritonealcanälen anderer eintritt. Doch war die Conservirung zur Aufklärung der complicirten Bilder, welche ältere Thiere zeigten, nicht genügend, um hierfür sichere Angaben machen zu können.

c) Die Entwicklung der Urniere in den Segmenten 90—100. In den letzten 10—11 Segmenten der Urniere, also 90—100, treten regelmässig Abweichungen von der typischen Ausbildung der Urnierenabschnitte ein, wie sie in den letzten Capiteln geschildert wurde, und zwar betreffen dieselben hauptsächlich die Art der Einmündung der primären und secundären Canälchen in den Vornierengang und die Ausbildung der Peritonealcanäle der verschiedenen Abschnitte.

Mit der Darstellung der Verhältnisse in den betreffenden Segmenten will ich diejenige des Schicksals der letzten Nephrotome, die überhaupt angelegt werden, verbinden. Ihre Bildung wurde bereits beschrieben. Von diesen letzten Nephrotomen bilden stets 3, gewöhnlich 4, höchstens 7 keine Canälchen oder Peritonealcanäle, sondern sie werden in kurzer Zeit wieder völlig rückgebildet. Sie werden kleiner, das Lumen schwindet, die Zellen der Wände verlieren ihre regelmässige Anordnung, es werden kleine, compact erscheinende, sich dunkel färbende Haufen und verschwinden dann gänzlich. Fig. 112 zeigt z. B. das 4., Fig. 113 das 6. und Fig. 114 das 7. Nephrotom (*n*) vor dem Ende des Ganges auf verschiedenen Stadien der Rückbildung; sie schreitet von hinten nach vorn fort. So wie die Zahl der rudimentären Nephrotome wechseln kann, so kommen auch Ungleichheiten für beide Seiten vor.

Um die Darstellung über die Verhältnisse in den Segmenten 90—100 übersichtlicher zu machen, habe ich aus Schnittserien durch drei verschiedene Stadien (Fig. 194, Stad. 40; Fig. 195, Taf. 17, Stad. 44, und Fig. 196, Taf. 18, Stad. 47) Reconstructionen angefertigt, aber nur die Theile dargestellt, welche hier in Betracht kommen, den Vornierengang (*vg*), die MALPIGHI'schen Körper (*mk*<sub>1</sub> u. *mk*<sub>2</sub>), den Anfang der Canälchen (*urn*<sub>1</sub> u. *urn*<sub>2</sub>), die Peritonealcanäle (*ptr*<sub>1</sub> u. *ptr*<sub>2</sub>), die Endstücke der Canälchen und ihre Einmündungsstellen in den Gang bzw. dessen Ausbuchtungen (*vg*<sub>1</sub> u. *vg*<sub>2</sub>), die Anlagen der primären, secundären, tertiären Urnierenab-

schnitte ( $urn_I$ ,  $urn_{II}$  u.  $urn_{III}$ ) und die Aorta ( $ao$ ) mit den Vasa afferentia ( $vaf_1$  u.  $vaf_2$ ). Die Zahlen V—XVI bezeichnen die Segmente, von der Einmündung des Ganges in die Cloake an nach vorn gezählt. Beim Embryo Fig. 194 waren mithin die 6 letzten, bei den andern beiden die 4 letzten Nephrotome bereits rückgebildet.

Verfolgen wir zunächst die verschiedene Gestaltung der Verbindung der Canälchen mit dem Gang. Im Segment XIV (Fig. 194) treffen wir die gewöhnliche Verhältnisse, d. h. das primäre Canälchen ( $urn_1$ ) mündet selbständig in den Gang ein und zwar etwas vor der hier noch nicht weit entwickelten Ausbuchtung ( $vg_1$ ), mit deren Ende später das secundäre Canälchen sich verbinden wird, das hier erst im Beginn der Entwicklung sich befindet ( $urn_{II}$ ). Im Segment XIII sind beide Stellen ( $urn_1$  u.  $vg_1$ ) einander näher gerückt, und im nächsten liegen sie sogar in einer gemeinsamen Grube, in deren vordere Wand das primäre Canälchen mündet ( $urn_1$ ), während die Ausbuchtung den hintern Theil einnimmt. Segment XI und X zeigen ähnliche Verhältnisse. Im Segment IX dagegen ist nur eine Ausbuchtung ( $vg_1$ ) vorhanden, deren dorsaler Wand das Ende des primären Canälchens ( $urn_1$ ) angelagert ist. Im Segment VIII und VII ist ein secundäres Nephrotom noch nicht abgeschnürt, das primäre Canälchen im Segment VIII erst im Anfang der Ausbildung ( $urn_I$ ), im Segment VII noch nicht angelegt, aber trotzdem hat der Gang bereits eine kleine Ausbuchtung gebildet ( $vg_1$ ). Ein Vergleich der Segmente zeigt entsprechend dem Grade der Entwicklung des secundären Nephrotoms auch eine Abnahme in der Grösse der Ausbuchtung; nur Segment IX macht eine Ausnahme.

Bei dem ältern Stadium (Fig. 195) sind die Veränderungen bedeutend fortgeschritten. Im Segment XVI und XV sind die Einmündungsstellen des primären und secundären Canälchens ( $urn_1$  u.  $vg_1$ ) wieder getrennt, im Segment XV aber ist die Entfernung geringer als im vorhergehenden. Die Ausbuchtung ( $vg_1$ ) selbst ist bedeutend länger geworden und nimmt im Segment XVI am distalen Ende bereits das secundäre Canälchen auf, im andern steht es kurz vor dem Durchbruch, und weiter hat dieselbe nach hinten einen neuen kurzen Spross getrieben (im Segment XVI deutlich, im Segment XV nur als Aussackung kenntlich,  $vg_2$ ), mit welchem später das noch nicht angelegte tertiäre Canälchen ( $urn_{III}$ ) sich verbindet. Andere Verhältnisse treffen wir im nächsten Segment. Hier geht vom Vornierengang eine einzige Ausbuchtung ( $o$ ) ab, welche in einiger Entfernung von vorn das primäre Canälchen aufnimmt, hinten

eine andere für das secundäre Canälchen, das noch nicht entwickelt ist ( $urn_{II}$ ) besitzt. Die Erklärung hierfür wird uns gegeben durch die Betrachtung der Segmente XIII und XII, indem hier ( $urn_1$  u.  $vg_1$ ) offenbar eine Weiterbildung der Verhältnisse in den Segmenten XII—X der Fig. 194 vorliegt, d. h. die Einmündungsstelle des primären Canälchens und der Ausbuchtung für das secundäre sind einander derart nahe gerückt, dass sie in einer gemeinsamen Grube sich vereinigen, und diese Grube hat sich dann tiefer eingesenkt und so ein gemeinsames Endstück für beide Theile gebildet. Dass im Segment XIII das secundäre Nephrotom ( $urn_{II}$ ) in der Ausbildung noch weit zurück ist, dagegen im Segment XII das Canälchen bereits in die Ausbuchtung einmündet, ist eine Variation, wie sie häufiger auch in andern Theilen der Urniere beobachtet wird. Ob dieselbe Erklärung auch für die Verhältnisse in den Segmenten XI—V zutrifft, ist mir, wenigstens für die letzten, nicht sicher. Zwar finden wir hier ebenfalls ein gemeinsames Endstück, aber es ist ein wichtiger Unterschied vorhanden, dasselbe ist nämlich bedeutend stärker ausgebildet, dagegen nimmt die Ausbuchtung für das secundäre Canälchen allmählich ab, und im Segment V mündet scheinbar normal das primäre direct in den Gang ein. Es könnten auf drei Weisen diese Verhältnisse entstanden sein. Erstens könnte das Stück vom Gang bis zur Einmündung des primären Canälchens nicht dem Gang zugehören, sondern dem primären Canälchen; es hätte dieses dann, wie gewöhnlich, selbständig den Gang erreicht, dann würde aber die Ausbuchtung für das secundäre auch von dem primären gebildet sein. Diese Annahme erscheint mir desshalb unwahrscheinlich, weil das primäre sonst niemals eine derartige Bildung zeigt und weil weiter in manchen Fällen, besonders in dieser Zone, die Ausbuchtung früher angelegt wird, als das primäre sich in den Gang öffnet, z. B. Fig. 194, Segment IX—VII. Zweitens könnte das gemeinsame Stück durch eine tiefe Einsenkung einer gemeinsamen Grube entstanden sein, ebenso wie es wahrscheinlich in den Segmenten XIV—XII, Fig. 195, der Fall ist. Dies wäre nicht auszuschliessen. Indessen ist auch noch eine dritte Erklärung möglich, welche, wie mir scheint, für diese letzten Segmente vorzuziehen ist. Man findet nämlich auf frühern Stadien, z. B. Fig. 194, Segment IX—VII, dass die Ausbuchtung des Ganges ( $vg_1$ ) früher auftritt, als das primäre Canälchen mit dem Gang verbunden ist, in den letzten beiden Segmenten sogar, bevor das secundäre Nephrotom abgeschnürt ist. Weiter findet man, dass die Spitze des primären Canäl-

chens dann nicht gegen den Gang selbst vorwächst, sondern (Segment IX,  $urn_1$ ) gegen die Ausbuchtung, und es ist wahrscheinlich, dass es sich hier auch öffnet. Nun könnte man annehmen, dass in den hintern Segmenten der Gang auch für das primäre eine Ausbuchtung bildet. Indessen, da dieselbe sich ganz so verhält wie die gewöhnliche in den andern Segmenten, so möchte ich sie auch ebenso beurtheilen, dann würden die eigenthümlichen Verhältnisse sich in der Weise erklären, dass das primäre Canälchen sich nicht in den Gang selbst öffnet, sondern in die eigentlich für das secundäre bestimmte Ausbuchtung, und die entfernte Lage der Einmündungsstelle würde in der Weise entstanden sein, dass die Ausbuchtung, wie gewöhnlich, weiter ausgewachsen ist und hierbei auch jene Stelle verschoben hat. Das distale Ende der Ausbuchtung würde in dem scheinbaren Seitenspross zu suchen sein. Im Segment V würde dann auch nicht das primäre Canälchen selbständig in den Gang einmünden, sondern ebenfalls in die Ausbuchtung, und wegen der geringen Entwicklung des secundären Nephrotoms ( $urn_{II}$ ) ist das eigentliche distale Ende ebenfalls wenig ausgebildet.

Aus der letzten Reconstruction eines noch ältern Embryos, Fig. 196, geht hervor, dass die Vereinigung der beiden Canälchen in den einzelnen Segmenten bald vorhanden sein, bald fehlen kann. So finden wir in den Segmenten XV, XIV, XII und XI die Mündungen von einander getrennt, in den Segmenten XIII, X—VIII einander sehr genähert, zum Theil in einer gemeinsamen Grube liegend, in den letzten 3 Segmenten dagegen ein gemeinsames Endstück, welches in den ersten beiden das primäre und secundäre Canälchen aufnimmt und auch eine Ausbuchtung für das tertiäre zeigt. Auch hier sehen wir, dass dort, wo nur eine gemeinsame Grube beide aufnimmt, diese nicht weiter zu einem längern Stück ausgezogen ist, sondern im Vergleich mit dem vorigen Stadium sich wenig verändert hat, dass dagegen in den letzten 3 Segmenten das gemeinsame Endstück sehr lang ist; beides würde wieder für die letzte der oben erörterten Erklärungen sprechen.

Die zweite Verschiedenheit in der Ausbildung dieser letzten Zone der Urniere betrifft die Peritonealcanäle. Als das gewöhnliche Verhalten wurde angegeben, dass der primäre und secundäre Canal jeder mit einem besondern äussern Trichter in die Leibeshöhle mündet und dass der letztere stets medialwärts vom erstern auf derselben Höhe oder etwas caudalwärts liegt. Eine solche Anordnung zeigt z. B. Segment XV in Fig. 196 ( $ptr_1$  u.  $ptr_2$ ). In den folgenden

Segmenten aber liegen die Verhältnisse meist verschieden. Der innere Trichter wie auch der Nephrotomaltrichter, also die Einmündungsstelle des Peritonealcanals in die Kapsel und die Abgangsstelle des Canälchens ( $urn_1$  u.  $urn_2$ ) von derselben erleiden keine Verschiebungen, aber es treten Verbindungen zwischen den Peritonealcanälen ein, und dann sind gewöhnlich die äussern Trichter überhaupt nicht entwickelt.

In Fig. 195 ist der secundäre Urnierenabschnitt ( $urn_{II}$ ) meist noch nicht weit entwickelt, nur in einzelnen Segmenten (XVI, XII) ist das secundäre Canälchen bereits in Verbindung mit der Ausbuchtung des Ganges; ein tertiäres Nephrotom ist zum grössten Theil erst in Abschnürung begriffen. Die Segmente XVI, XV und XIII zeigen für den primären Peritonealcanal das gewöhnliche Verhalten. Im Segment XII ist er noch nicht offen, hat aber die gewöhnliche Richtung gegen die Wand der Leibeshöhle, so dass jeden Falls auch hier der äussere Trichter dieselbe Lage wie sonst erhalten wird. Im Segment XIV aber wendet sich die Spitze nicht nach vorn und lateralwärts, sondern nach hinten und zwar gegen den lateralen Rand des secundären Nephrotoms ( $urn_{II}$ ); dieser erscheint etwas ausgezogen, da ein Peritonealcanal bereits gebildet wird. Im Segment X und XI und ebenso im Segment VI und V ist dessen Anlage stärker ausgewachsen und hat sich mit der Spitze dem Ende des primären Canals eng angelegt. Im Segment XI treffen wir einen seltenen Fall: hier hat sich der primäre in die Leibeshöhle geöffnet, er wird, wenn der ihm angelagerte secundäre sich öffnet, auch diesen aufnehmen, und beide somit einen gemeinsamen äussern Trichter erhalten. Gewöhnlich vereinigen sich beide Canäle früher, wie im Segment IX—VII, und ein äusserer Trichter wird überhaupt nicht gebildet. Diese Vereinigung kann nicht zufällig entstehen, dadurch etwa, dass der secundäre beim Auswachsen auf das Ende des primären stösst, sondern, wie die Figur zeigt, schlägt schon der primäre eine von der gewöhnlichen abweichende Richtung ein, indem er sich nach hinten wendet, nicht ventralwärts, und weiter tritt der secundäre viel früher auf als in den vordern Segmenten.

Die Abbildung einiger Schnitte möge diese Darstellung ergänzen. Fig. 115, Taf. 7 giebt einen solchen wieder, welcher das Segment X (Fig. 195) getroffen hat, allerdings stellt sie die Verhältnisse der andern Seite dar, die aber ebenso liegen. Sie zeigt das secundäre Nephrotom ( $urn_{II}$ ) und von diesem ausgehend den Peritonealcanal ( $ptr_2$ ), dessen Spitze dem Ende des primären Canals ( $ptr_1$ ) angelagert ist. In Folge

der etwas schiefen Lage des Nephrotoms und einer andern Wachstumsrichtung erscheint der Canal etwas anders gelagert als gewöhnlich. Eine Vereinigung der beiden Canäle ist hier noch nicht erfolgt. Diese zeigt Fig. 116, welche einen Schnitt durch Segment IX, Fig. 195, wiedergibt. Das secundäre Nephrotom ( $urn_{II}$ ) ist hier zwar nicht voll getroffen und auch nicht die Einmündung der Ausbuchtung ( $vg_1$ ) in den Gang, aber man erkennt deutlich, dass die Verbindung der beiden Peritonealcanäle ( $ptr_1$  u.  $ptr_2$ ) bereits vollzogen ist.

Im Stadium Fig. 196 treten uns die auf demjenigen der Fig. 195 zum Theil erst eingeleiteten Veränderungen meist ganz entwickelt entgegen. Während in den Segmenten XV und XIV die beiden Peritonealcanäle getrennt geblieben sind, ist in den Segmenten XIII—XI, IX—VI die Verbindung bereits vollständig hergestellt, und auch das Lumen ist deutlich; in den meisten ist ein äusserer Trichter nicht ausgebildet worden, nur im Segment XII münden beide Canäle mit einem gemeinsamen Trichter in die Leibeshöhle ( $ptr_1+ptr_2$ ). Der Fall erklärt sich sofort durch eine Betrachtung des Segments XI in Fig. 195. Im Segment X ist eine Verbindung noch nicht hergestellt, ebenso nicht im Segment V, doch ist es hier fraglich, ob überhaupt eine solche eintritt, da das secundäre Nephrotom ( $urn_{II}$ ) im Vergleich zu demjenigen der andern Seite rudimentär erscheint. Aber auch in diesem Fall scheint sich der primäre Canal nicht in die Leibeshöhle zu öffnen, da ich in den hintersten Segmenten wenigstens niemals einen äussern Trichter gefunden habe.

In ähnlicher Weise nun wie eine Verbindung zwischen dem primären und secundären Peritonealcanal erfolgt, kann auch eine solche zwischen dem secundären und tertiären eintreten. So sehen wir im Segment XIV den secundären nach hinten auswachsen, und im Segment XII wächst auch der strangförmig gestaltete tertiäre Canal ( $urn_{III}$ ) zum gemeinsamen Trichter der ersten beiden ( $ptr_1$  u.  $ptr_2$ ). Fig. 120, Taf. 7 zeigt den Schnitt, doch hat er den Trichter nur an der hintern Wand getroffen, nicht die Oeffnung selbst. Bei andern Embryonen wurde Aehnliches beobachtet, so stellt Fig. 117 den Beginn einer solchen Verbindung dar, die hier allerdings nur zwischen dem tertiären ( $urn_{III}$ ) und dem secundären ( $ptr_2$ ) erfolgt.

Aehnliche Verbindungen müssen auch unter den später auftretenden Urnierenabschnitten, auch in andern Zonen, sich ausbilden, da die Zahl der äussern Trichter nicht mit der Zahl der MALPIGHI-schen Körperchen übereinstimmt. Und weiter findet man auch in

andern Segmenten in ähnlicher Weise frühe Anlagen der Peritonealcanäle bei den secundären und tertiären Nephrotomen.

d) Die Entwicklung der Urniere in den Segmenten 24—54. Der vordere Theil der Urniere ist hauptsächlich dadurch von den übrigen ausgezeichnet, dass er in verschiedenem Grade Zeichen der Rückbildung aufweist. Er umfasst die Segmente 24—54, doch ist besonders die hintere Grenze sehr wechselnd, verschiebt sich meist um einige Segmente nach vorn, aber nicht weiter nach hinten. Sie fällt etwa zusammen mit dem Hinterrande der Leber oder mit dem Vorderrande der Geschlechtsorgane. In dieser Zone nimmt der Grad der Rückbildung von vorn nach hinten allmählich ab. In den ersten 6—7 Segmenten werden die primären Urnierenabschnitte fast durchweg rudimentär ausgebildet und gehen im Lauf der Entwicklung wieder völlig zu Grunde. In den dann folgenden Segmenten kommen die primären zwar gewöhnlich zur Function, oder wenn es nicht der Fall ist, so finden sich die rudimentären nur im vordern Drittel, aber die secundären bleiben hier meist rudimentär, doch auch wieder in einem von vorn nach hinten abnehmenden Grade.

Betrachten wir zuerst die Segmente 24—30. Die ersten Anzeichen einer rudimentären Ausbildung treten schon früh auf. Die Nephrotome zeigen eine weniger regelmässige Form, zum Theil weiten sie sich stark auf, zum Theil sehen sie wie compacte Zellenhaufen aus. Die Canälchen und die Peritonealcanäle werden zwar angelegt, zum Theil aber bleibt es auch bei diesen Anlagen. Andere wachsen weiter aus, dann aber in unregelmässiger Weise; die Peritonealcanäle bleiben meist kurz. Die Canälchen unterscheiden sich dadurch von normalen, dass ihr distales Ende nicht lateralwärts gegen den Gang vorwächst, sondern medialwärts oder nach anderer Richtung, die Schlingen bilden sich gewöhnlich kürzer und unregelmässig aus, oder, wenn sie auch sehr lang werden, so vereinigen sie sich doch niemals mit dem Vornierengang und zeigen auch niemals die histologische Differenzirung functionirender Canälchen. Die Figg. P, a—e zeigen solche rudimentäre Canälchen. Sie können eng sein (Fig. P, a, d) oder weit aufgetrieben (Fig. P, c, e), oft ist ihr Ende ähnlich wie bei verkümmerten Vornierencanälchen blasenförmig aufgetrieben (z. B. Fig. P, c *abl*); auch bei andern tritt diese Endblase hervor, wenn auch nicht so auffällig. Am meisten aber fällt der rudimentäre Charakter auf durch die stark aufgetriebenen

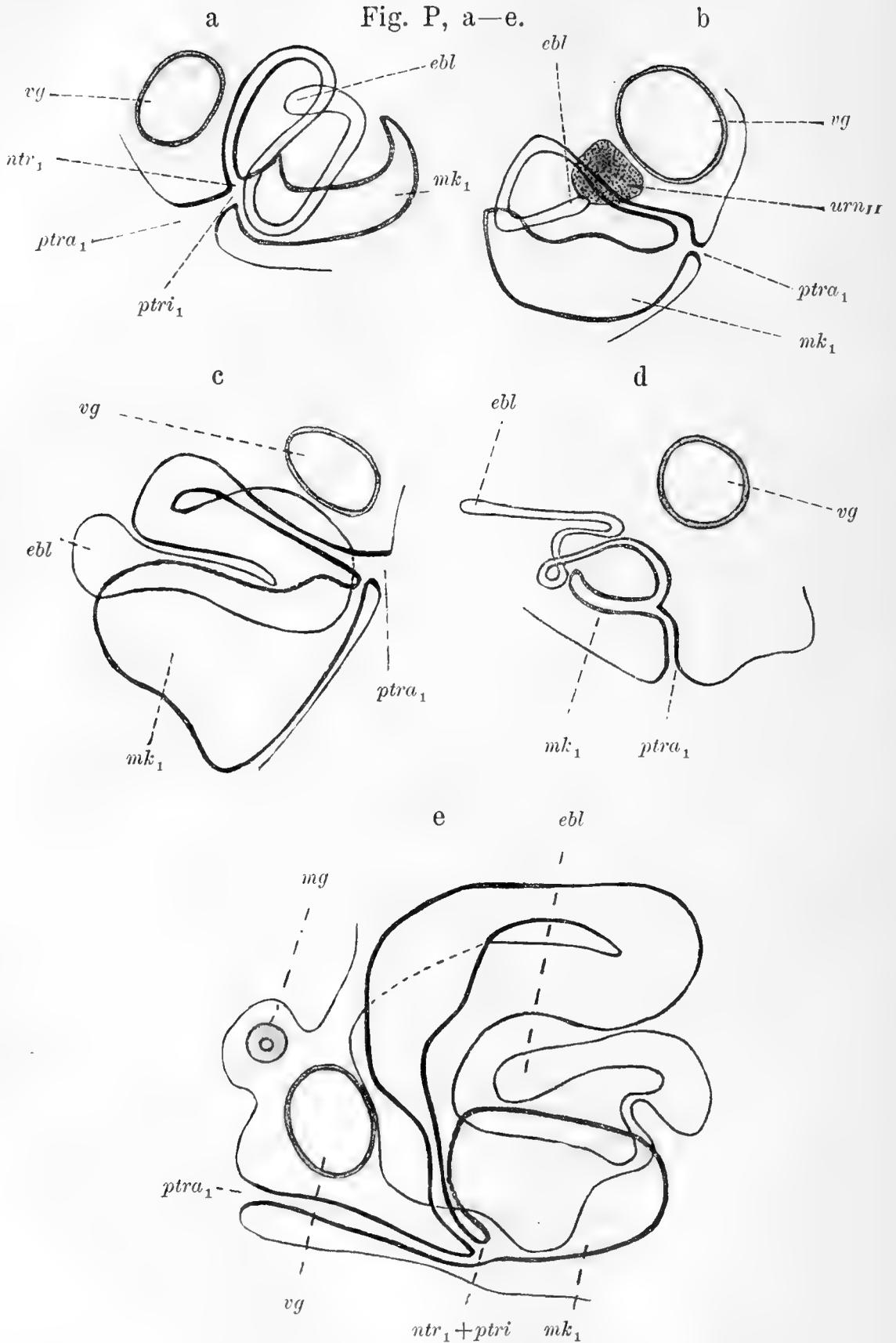


Fig. P, a—e. Reconstructions von rudimentären primären Urnierenabschnitten aus Querschnitten. 240 : 1.

Kapseln (z. B. Fig. P, a—c, e  $mk_1$ ). Man erkennt dabei deutlich, wie die Gestaltung derselben abhängt von der Entwicklung des Glomerulus. In den meisten Fällen zieht ein Vas afferens zu diesen rudimentären Kapseln; es kann ein grosses Knäuel bilden, und wir haben dann das Bild eines typischen MALPIGHI'schen Körperchens (z. B. Fig. 121, Taf. 7  $mk_1$ ), gewöhnlich aber ist das Knäuel gering entwickelt und die eine Wand der Kapsel verschieden schwach gegen die andere eingebuchtet, manchmal verbreitet sich das Gefäss nur an der Oberfläche der einen Wand in einer dünnen Schicht, und dann erinnert die Kapsel sehr an Vornierenkammern (Fig. P, b, c, e  $mk_1$ ). In andern Fällen kann die Kapsel auch nur klein sein (z. B. Fig. P, d  $mk_1$ ), stets aber ist sie vorhanden, wenn ein Canälchen oder ein Peritonealcanal angelegt ist. Sie scheint auch der letzte Theil zu sein, welcher verschwindet. So zeigt z. B. Fig. 121 einen Fall, in welchem von dem primären Urnierenabschnitt nur das vollständig entwickelte MALPIGHI'sche Körperchen ( $mk_1$ ) und ein Rest des äussern Peritonealtrichters ( $ptr_1$ ) noch vorhanden ist. Das weitere Schicksal dieser rudimentär entwickelten Abschnitte wird im Capitel D beschrieben werden.

Es verdient aber noch ein interessanter Befund hervorgehoben zu werden. Hin und wieder, bald in der Mehrzahl, bald in der Minderzahl der in Frage kommenden Segmente, findet man auch die Anlagen von secundären Nephrotomen (z. B. Fig. 122, Taf. 7  $urn_{II}$  und Fig. P, b  $urn_{II}$ ); sie zeigen allerdings meist nicht die geringsten Zeichen von einer Weiterbildung, sondern stellen compacte kleine Haufen dar und gehen später zu Grunde. Nur zuweilen habe ich auch hier eine Anlage des Peritonealcanals gefunden, welche die Wand der Leibeshöhle bereits erreicht hatte, z. B. Fig. 118  $urn_{II}$ . Zuweilen macht auch der Vornierengang einen Ansatz, eine Ausbuchtung zu bilden (z. B. Fig. 122  $vg_1$ ), doch entwickelt sie sich nicht weiter. Diese Anlage von secundären Nephrotomen lässt schliessen, dass in dieser Zone nicht nur die primäre, sondern auch noch secundäre Urnierenabschnitte einst functionirt haben.

In den folgenden Segmenten 31—54 wechseln die Bilder bei jedem Embryo so ausserordentlich, dass ich mich darauf beschränken muss, nur die allgemeinen Züge kurz darzustellen, welche die Durchsicht vieler Serien von verschiedenen Stadien kennen gelehrt hat. Es können auch hier besonders in den ersten 8 Segmenten hin und wieder rudimentär entwickelte primäre Abschnitte vorkommen, welche meist durch aufgetriebene Kapseln und durch den Mangel der Ver-

bindung des Canälchens mit dem Gang gekennzeichnet sind, in der Regel aber functioniren die primären. Die secundären Nephrotome werden in allen Segmenten von den primären abgeschnürt, aber in den meisten bleiben sie auf einem verschieden weiten Stadium der Entwicklung stehen, und zwar nimmt die Höhe der Ausbildung von vorn nach hinten zu, besonders vom Segment 40 etwa an trifft man häufiger weit vorgeschrittene Stadien als vor diesem Segment; gewöhnlich ist aber nur eine kleine Zahl vollständig ausgebildet, die dann meist auf die letzten Segmente beschränkt ist. So das Bild im Allgemeinen! Im Einzelnen tritt, wie gesagt, ein grosser Wechsel auf. Die secundären Nephrotome sehen Anfangs ganz normal aus, nur fällt bald beim Durchsehen der Serie auf, dass hinter dieser Zone dieselben sich weiter bilden, vorn dagegen auf demselben Stadium verharren oder in der Entwicklung weit zurück sind. Mehr und mehr tritt dann in ähnlicher Weise wie bei den primären in den Segmenten 24—30 ihr rudimentärer Charakter hervor. Es bleibt bei der Anlage von Divertikeln, die Nephrotome strecken sich auch und nehmen die Schalenform an, aber die Entwicklung geht nicht weiter, was besonders dann auffällt, wenn dieselbe bei dem andern in demselben Segment oder beim vorhergehenden oder folgenden bereits weit vorgeschritten ist. Auch hier kann ein ähnliches frühzeitiges Auswachsen des Peritonealcanals vorkommen, z. B. Fig. 119, Taf. 7 *ptr*<sub>2</sub>, auf welcher derselbe allerdings nur ein solider Strang ist. Der Vornierengang bildet meist eine Ausbuchtung, die auch stärker auswachsen kann. Sie scheint aber später sich ganz abzuschnüren und zu Grunde zu gehen. Denn oft habe ich ihr distales, etwas erweitertes Ende nur durch einen dünnen Strang, der kein Lumen mehr hatte, mit dem Gang in Verbindung getroffen, auch lassen die Zellen Zeichen von Degeneration erkennen. Die Nephrotome können lange erhalten bleiben; bei jungen Thieren habe ich sie nicht mehr gefunden, hier waren in dieser Zone fast durchweg nur primäre Abschnitte entwickelt.

SPENGLER (76) hat diesen Unterschied des vordern Theils der Urniere von dem hintern schon festgestellt und die Verhältnisse so gedeutet, dass in diesem vordern Theil die ursprünglich strenge Segmentirung noch erhalten sei, indem auf je ein Segment ein MALPIGHI'sches Körperchen, ein Canälchen und ein Peritonealcanal kommt. Wie aber die vorhergehende Darstellung lehrt, lässt sich dieser Schluss nicht mehr aufrecht erhalten. Denn dieser metamere Bau ist nicht der ursprüngliche, sondern ist durch die Rückbildungen

der secundären entstanden. Auch dieser Theil der Niere der Gymnophionen ist wie die übrigen dysmetamer gebaut gewesen.

e) Der Bau der fertigen Urniere. Da der Bau der primären und secundären Urnierenabschnitte, abgesehen von der verschiedenen Verbindung mit dem Gang, keine wesentlichen Verschiedenheiten zeigt, so mache ich in der folgenden Darstellung zwischen beiden keine Trennung.

In der fertigen Urniere besteht jeder Abschnitt 1) aus der BOWMAN'schen Kapsel, 2) aus dem Canälchen und 3) aus dem Peritonealcanal.

1) Die Kapsel hat die Form einer doppelwandigen Schale, deren Ränder allerdings oft weit zusammenschliessen, so dass nur eine enge Oeffnung bleibt. In diese dringt das Vas afferens, welches für die primäre Kapsel aus der Aorta selbst entspringt, für die secundäre sich aber von dem primären Gefäss abzweigt (Fig. 196, Taf. 18, *vaf*<sub>1</sub> u. *vaf*<sub>2</sub>). Dasselbe knäuelte sich in dem Hohlraum der Kapsel auf, buchtet die neue Wandung desselben in die enge Kapselhöhle unregelmässig vor (Fig. 85, 86 *mk*<sub>1</sub>, *vaf*, Fig. 104a *mk*<sub>1</sub>), und aus dem Glomerulus führt durch dieselbe Oeffnung ein allerdings nur kurzes Vas efferens aus, welches in das die obere Nierenvene mit der Hohlvene verbindende Quergefäss nahe der Hohlvene einmündet. Die Wände der Kapsel bestehen aus einem membranartig dünnen Plattenepithel, indem nur die Kerne Erweiterungen bedingen. Die Kapselhöhle ist eng, nur auf der lateralen Seite, an welcher die innere Oeffnung des Peritonealcanals und der Anfang des Canälchens liegen, ist sie etwas erweitert. Auf der ventralen Seite, mehr medialwärts, liegt später bei den primären Kapseln die Mündung des von der Keimdrüse kommenden Ganges, doch werde ich auf diese Verbindung, welche sich verhältnissmässig spät ausbildet, nicht weiter eingehen. Die Kapsel selbst kann sehr verschieden gelagert sein, zwar stets an der ventralen Nierenfläche und auch im hintern Theil des Urnierenabschnitts, aber die Oeffnung kann, was die Regel ist, der Aorta zugewandt sein, bald mehr medialwärts und selbst schräg caudalwärts (vgl. Fig. 195 u. 196, Taf. 17 u. 18); besonders im hintern Theil der Urniere sieht man oft Veränderungen der Lage, welche schon in der anfänglichen Lage des Nephrotoms oder in secundären Verschiebungen ihren Grund haben können.

2) Das Canälchen geht stets von der lateralen Seite von der Kapsel aus und beginnt mit einem Trichter, welchen ich „Nephrotomaltrichter“ nenne (Fig. 85, 86 *nr*<sub>1</sub>). Es wurde bereits erwähnt,

dass die Eintheilung des Canälchens auf Grund der histologischen Verschiedenheiten nicht übereinstimmt mit einer solchen, welche nach der Lage der Stücke vorgenommen ist. Man muss fünf Stücke unterscheiden, welche schon früher in Bezug auf ihre Grenzen und ihre Lage gekennzeichnet sind (vgl. Fig. M, i—1, 1—5, S. 76). Das erste Stück ist ein enger Canal, dessen Wand aus hohen Geisselzellen gebildet ist; jede Zelle trägt je eine Geissel (Fig. 85—87 1), alle schlagen in der Richtung von der Kapsel zum Vornierengang. Das zweite Stück (Fig. 87 2 u. 88) setzt sich scharf ab vom ersten, indem das Lumen viel weiter wird, die Zellen breiter und grösser sind und Geisseln fehlen. Ferner sind sie ausgezeichnet durch den der Basis der Zelle meist anliegenden Kern, durch eine periphere, schmale Zone, die aus kleinen Körnchen besteht, durch längsstreifige Anordnung des Protoplasmas, die allerdings in den meisten Zellen wenig hervortritt, da dieselben mit grössern, sich stark färbenden Körnchen erfüllt sind. Das folgende dritte Stück gleicht dem zweiten völlig, nur die groben Körner fehlen (Fig. 89). Bis zu diesem Punkt zeigt der Bau des Urnierencanälchens, abgesehen davon, dass das zweite und dritte Stück länger, aber auch geringern Durchmesser haben und dass die groben Körner kleiner sind, völlige Uebereinstimmung mit dem eines Vornierencanälchens; auch hier möchte ich die schmale, periphere Körnchenzone sowie die Längsstreifung dem bei andern Amphibien beobachteten Bürstenbesatz und der Stäbchenstructur gleichwerthig erachten. Das vierte und fünfte Stück aber fehlen dem Vornierencanälchen. Das vierte gleicht dem ersten, es ist wieder ein enger, mit Geisselzellen ausgekleideter Canal; die Geisseln schlagen ebenfalls in der Richtung gegen den Gang (Fig. 90 4). Das letzte Stück (Fig. 90—92 5) stimmt im Bau mit dem Gang (*vg*) überein. Die Zellen sind cubisch, das Lumen weiter als im vierten, aber enger als im zweiten und dritten Stück. Irgend welche besondern histologischen Differenzirungen, welche auf eine Betheiligung an der Secretion schliessen liessen, fehlen. Dieser Unterschied zwischen dem zweiten und dritten und zwischen den letzten Stücken macht sich bei der Anwendung der Doppelfärbung sofort auch auf den Schnitten dadurch bemerkbar, dass in den ersten beiden das Plasma rosa gefärbt ist, in den letzten dagegen nicht, und hier in Folge dessen und wegen der geringern Grösse der Zellen die Blaufärbung der Kerne stärker hervortritt. Die Einmündung in den Gang ist meist durch eine geringe Verengung des Lumens angezeigt (Fig. 92).

3) Der Peritonealcanal, welcher von der Leibeshöhle in die Kapsel führt, stimmt im Bau völlig mit dem ersten und vierten Stück des Canälchens überein. Er beginnt mit dem äussern Peritonealtrichter und endet mit dem innern Trichter. Wie schon erwähnt wurde, erfährt der primäre Canal mit seinem äussern Trichter eine starke Verschiebung nach der lateralen Seite der Niere (Fig. 85, 86, 104a, 107, 109 *ptr<sub>1</sub>* und Fig. M, i—l *ptr<sub>1</sub>*) und bildet jetzt zur Kapsel, die in ihrer Lage verbleibt, einen ventralwärts gerichteten Bogen. Damit wird aber auch der innere Trichter etwas mehr an die laterale Wand der Kapsel gerückt, und da das erste Stück nicht mehr wie früher zuerst dorsalwärts, sondern jetzt lateralwärts und dann cranialwärts zieht, so werden der innere Peritoneal- und der Nephrotomaltrichter einander stark genähert, und es kommt gewöhnlich auch zu einer Vereinigung (Fig. M, i—l *nt<sub>1</sub>*, u. *ptr<sub>1</sub>*). Dabei kann der eine, gewöhnlich der Nephrotomaltrichter, vorn liegen, der andere (Fig. 86) hinter ihm, so dass beide nicht auf einem Schnitt getroffen werden, oder aber sie liegen beide auf gleicher Höhe (Fig. 85 *nt<sub>1</sub>+ptr<sub>1</sub>*), und dann kann wieder der eine unten, der andere oben liegen oder umgekehrt, wobei die Canäle sich kreuzen können. Die Ursache ist entweder in einer Verschiebung des äussern Trichters nach vorn oder in einer solchen des MALPIGHI'schen Körperchens nach hinten zu suchen. Dass die beiden Trichter vollständig von einander getrennt bleiben wie bei der Vorniere, habe ich seltner gefunden, und dies ist verständlich, da hier der Peritonealcanal und Canälchen meist auf derselben Höhe sich bilden. In Folge der Vereinigung der Trichter wird auch hier der Eindruck hervorgerufen, als ob entweder das Canälchen sich in zwei Aeste sonderte, von denen der eine in die Kapsel, der andere in die Leibeshöhle führte, oder als ob der Peritonealcanal nur ein Seitenspross des Canälchens sei. Aber auch hier wird eine derartige Auffassung durch die Entwicklung als nicht richtig zurückgewiesen. Der Peritonealcanal und das Canälchen sind ursprünglich von einander völlig unabhängige Bildungen, die Verbindung ist eine secundäre, und das von der Kapsel ausgehende scheinbare Anfangsstück des Canälchens gehört weder dem Canälchen noch dem Peritonealcanal allein an, sondern beiden.

---

Es mögen noch kurz die frühern Angaben über den Bau und die Entwicklung der Urniere der Gymnophionen besprochen werden. Es wurde bereits in der Einleitung bemerkt, dass ich der Dar-

stellung SPENGLER'S (76) vom Bau der fertigen Urniere wenig hinzuzufügen habe, abgesehen von Einzelheiten, welche mit Hülfe der verbesserten Methoden gewonnen wurden. Hierher rechne ich auch, dass er und auch SEMON (91) nur vier Stücke am Canälchen unterscheiden konnten, das von mir als drittes bezeichnete nicht als verschieden vom zweiten erkannt haben. Nur in Bezug auf die Deutung kann ich SPENGLER besonders in zwei Punkten nicht beistimmen. Der eine wurde bereits erwähnt, er betrifft die Auffassung der Verhältnisse im vordersten Theil der Urniere, der zweite diejenige der BOWMAN'schen Kapsel und des Peritonealcanals. Er deutet beide als Theile des Canälchens. Die Untersuchung der Entwicklung der Urniere hat gelehrt, dass die Kapsel dem ventralen Abschnitt des Urwirbels entspricht und dass das Canälchen und der Peritonealcanal als Divertikel an ihrer lateralen bzw. ventralen Wand entstehen. SEMON hat zwar richtig erkannt, dass die Nephrotome im hintern Theil des Embryos die ventralen Theile der Urwirbel sind und sich vom Scleromyotom später als von der Leibeshöhle abschnüren, doch fasst er sie als nachträglich segmentirte Divertikel der Leibeshöhle auf. Die Entwicklung weist eine derartige gezwungene Deutung entschieden zurück. Weiter sollen die Nephrotome nach ihrer Bildung mit der Wand der Leibeshöhle in Contact bleiben, zuerst an der ganzen ventralen Fläche, dann aber dadurch, dass in der Mitte Bindegewebszellen sich eindrängen, nur noch durch zwei Stränge. Aus dem einen, lateralen, soll der Peritonealcanal hervorgehen, aus dem andern, medialen, die Verbindung der Kapsel mit der Keimdrüse, ausserdem soll noch durch einen Strang die Anlage mit der Nebenniere in engerer Beziehung stehen. Von allen drei Strängen habe ich bei *Hypogeophis* keinen auffinden können, und möchte deshalb glauben, dass SEMON sich durch Bindegewebszellen hat täuschen lassen und durch die oft enge Lagerung der lateralen ventralen Kante an der Wand der Leibeshöhle. Es war stets eine scharfe Grenze vorhanden, niemals waren beide Wände mit einander verwachsen oder zwischen ihnen auf andere Weise ein enger Contact wie bei der Vorniere hergestellt.

Die Ausbildung des Nephrotoms zum Urnierenabschnitt hat der Forscher nicht richtig erkannt. Wenn ich ihn recht verstehe, soll das ganze Nephrotom sich zum Canälchen umwandeln, und so fasst er denn auch den Peritonealcanal als einen Ast des Canälchens auf und theilt, wie bei der Vorniere, demselben einen Innen- und einen

Aussentrichter zu. „Aus dem medialen und ventralen Ende des Urnierenanälchens, von dem die Epithelstränge ausgehen, wird das MALPIGHI'sche Körperchen der Urniere“ (p. 24). Dasselbe wäre demnach nur ein Theil des Canälchens. Dass die Ausbildung der Theile nicht in dieser Weise erfolgt, ist, hoffe ich, klar gezeigt worden.

Er hat weiter zwar richtig gesehen, dass der zweite Urnierenabschnitt aus einem „Knötchen“, das der Wand des primären MALPIGHI'schen Körperchens angelagert war, hervorgeht und dass der Vornierengang eine Ausbuchtung für das secundäre Canälchen bildet, aber falsch ist, dass diese von mir als secundäres Nephrotom bezeichnete Anlage aus der Wand des fertigen MALPIGHI'schen Körperchens hervorgeht.

VON SEMPER (75), HOFFMANN (89) und RABL (96) wird zwar auch angegeben, dass bei Selachiern und Reptilien die secundären Urnierenabschnitte durch Knospung oder Sprossung vom primären MALPIGHI'schen Körper oder vom primären Urnierenbläschen entstehen sollen, doch wird entweder der Ort und die Zeit der Entstehung verschieden und wahrscheinlich nicht richtig beschrieben, oder die Forscher haben die erste Entstehung nicht erkennen können.

#### D. Die Zwischenzone, Segment 16—24.

Als „Zwischenzone“ bezeichne ich den Körperabschnitt, welcher zwischen dem letzten Segment, in welchem noch Vornierenabschnitte gebildet werden können, und zwischen demjenigen, in welchem der erste Urnierenabschnitt auftreten kann, liegt; in diesem Abschnitt werden niemals Nierenanälchen angelegt. Die Zone umfasst die Segmente 16—24. Die Grenzen variiren bei verschiedenen Embryonen, indem manchmal weniger Vornieren- oder Urnierenabschnitte zur Ausbildung kommen; die Zone kann daher etwas grösser werden, ist aber niemals kleiner.

Es wurde bereits im Cap. B berichtet, dass auch in diesen Segmenten wie in den vorhergehenden und folgenden Nephrotome in typischer Weise abgeschnürt werden, dass die Peritonealverbindung gewöhnlich unterbrochen wird, in einzelnen Fällen aber sich auch erhalten kann (z. B. Fig. 58  $n_{14}$ , Segm. 17). Um die sich in der Zwischenzone abspielenden Vorgänge übersichtlich zu machen und diesen Theil der Darstellung besser mit den frühern zu verbinden, will ich die letzten Vornieren- und die ersten Urnierensegmente kurz

mit in dieselbe einbeziehen. In den Reconstructionen aus Querschnitten Fig. 186—193, Taf. 12, 15—17, 19, sind die letzten Vornierenabschnitte mit  $n_9$ ,  $n_{10}$  und  $n_{11}$  bezeichnet, in den letzten 3 Figuren nur mit  $n$ , da eine genaue Bestimmung in Folge der eingetretenen Rückbildung und Zusammenschiebung der Vorniere nicht mehr möglich war.

Ich beginne die Darstellung mit dem Stad. 16, für welches die Ausbildung der Nephrotome im Cap. B beschrieben wurde (vergl. Fig. 53—55, Taf. 4, Fig. K, a—c, S. 65, 66). Dieses Stadium zeigt überall noch normale Verhältnisse, eine von vorn nach hinten fortschreitende Abschnürung der Nephrotome. Nach ihrer Bildung nimmt aber die weitere Entwicklung eine andere Richtung als in den vorhergehenden Segmenten an, sie differenzieren sich niemals weiter, sondern bilden sich wieder zurück. Die ersten Stadien der Rückbildung trifft man auf dem Stad. 22. Die Vorniere ist hier vollständig ausgebildet und in voller Function, beiderseits finden sich 11 Abschnitte, hinter der Vorniere (Fig. 186  $n_{11}$ ) sind in den Segmenten 15—24 ( $n_{12}$ — $n_{21}$ ) die Nephrotome abgeschnürt, weiter nach hinten noch im Zusammenhang mit dem Scleromyotom, aber doch schon deutlich umgrenzbar ( $n_{22}$ — $n_{25}$ ). In der Reconstruction erscheinen die Nephrotome noch ziemlich gleich gross, aber in Wirklichkeit befinden sich die vordersten bereits in Rückbildung. In Fig. 56 ist die 11. Vornierenkammer mit ihrem rudimentären Canälchen dargestellt, in Fig. 57 das 12. Nephrotom ( $n_{12}$ ), welches bei andern Embryonen sich noch zu einem Vornierenabschnitt umbilden kann. Hier aber sehen wir, wie die Wände eng auf einander gepresst sind, ein Lumen nicht erkennbar, die Form etwas unregelmässig, höher als breit ist. Das nächste Nephrotom ist weniger abnorm gebaut, es entspricht ungefähr dem in Fig. 58 dargestellten 14. ( $n_{14}$ ), nur dass die Peritonealverbindung fehlt. Weiter nach hinten werden dieselben wieder regelmässiger wie auf dem vorigen Stadium, und vom 24. Segment an ist die Abschnürung noch nicht beendet. Mit der weitem Entwicklung des Embryos schreitet die Rückbildung weiter fort. Ein Blick auf Fig. 187 (Stad. 27) lehrt sofort die Abnahme ihrer Grösse, es sind compacte Zellenhaufen geworden, in denen eine regelmässige Anordnung der Zellen nicht mehr erkennbar ist. Auch das rechte Nephrotom des 14. Segments ( $n_{11}$ ), in welchem auf der linken Seite noch ein rudimentäres Canälchen entwickelt ist, zeigt die gleiche Rückbildung. Weiter geht aus der Reconstruction hervor, dass dieselbe von vorn nach hinten allmählich fortschreitet; vom 23. Seg-

ment ( $n_{20}$ ) wird die Gestalt der Nephrotome wieder regelmässiger, und im Segment 28 tritt die erste deutliche Urnierenanlage auf. Diese Darstellung möge wieder durch einige Figuren (Fig. 59—64) ergänzt werden. Fig. 59 zeigt wieder die letzte, hier die 10. Vornierenkammer ( $n_{10}$ ) mit einem rudimentären Canälchen ( $vn_{10}$ ); im nächsten Segment (Fig. 60, Segm. 14) findet man dem Vornierengang eng angelagert etwas dorsalwärts nur einen soliden, gegen das benachbarte Bindegewebe aber scharf abgegrenzten Zellenhaufen ( $n_{11}$ ). Dass derselbe der Rest des 11. Nephrotoms ist, ergibt die weitere Verfolgung der Serie. Im 15. Segment (Fig. 61, Taf. 5) ist der Zellenhaufen ( $n_{12}$ ) etwas grösser, im folgenden (Fig. 62) zeigt er eine bestimmtere Form ( $n_{13}$ ), und noch etwas weiter nach hinten sind die Zellen auch wieder in zwei Schichten angeordnet, und ebenso tritt mehr und mehr die Form auf, welche für das Urnierenephrotom charakteristisch ist. Man vergleiche nur das Nephrotom im Segment 26 (Fig. 63  $n_{23}$ ) und im Segment 28 (Fig. 64  $n_{25}$ ) mit dem der Fig. 75, welches der mittlern Urnierenregion angehört.

Einen weitem Fortschritt der Rückbildung stellen die Figg. 65 bis 72 vom Stad. 30 dar. Dicht an der medialen Wand des Vornierenganges treffen wir wieder segmental solide Zellenhaufen ( $n_{13}$ ,  $n_{16}$ ,  $n_{17}$ ,  $n_{18}$ ). Sie sind bedeutend kleiner geworden, sie bestehen nur aus wenigen Zellen und sind manchmal nur auf einem Schnitt anzutreffen. Das 14. Nephrotom war nicht mehr erkennbar. So winzig aber die Haufen auch sein mögen, im Bilde fallen sie doch dadurch leicht auf, dass die Zellen in der Mehrzahl eng zusammengefügt sind und die Haufen durch die dunklere Färbung vom benachbarten lockern Bindegewebe sich abheben. Vom Segment 21 nehmen dieselben wieder an Grösse etwas zu (Fig. 69  $n_{18}$ ); im Segment 22 (Fig. 70  $n_{19}$ ) und ebenso im Segment 24 (Fig. 71  $n_{21}$ ) erstreckt sich der Haufen bis zur Wand der Leibeshöhle, offenbar noch ein Rest der ehemaligen Peritonealverbindung. Vom Segment 25 an (Fig. 72  $n_{22}$ ) wird der Bau der Haufen wieder geordneter, und in den nächst folgenden treten allmählich die Charaktere des Nephrotoms deutlicher hervor; im Segment 27 liegt die erste Urnierenanlage. In den Resten der Nephrotome, jenen Zellenhaufen, beobachtet man häufig degenerirende Kerne, indem eine starke Zusammenballung des Chromatins eingetreten ist, die Kerne kleiner oder auch in mehrere Stücke zerfallen sind, z. B. Fig. 73, 74 ( $n$ ). Zum Theil scheinen sich auch Zellen aus dem Verband mit den übrigen zu lösen, wenigstens findet man einzelne so ge-

lagert, dass man im Zweifel sein muss, ob sie noch zum Haufen gehören oder nicht. In Fig. 73 habe ich in stärkerer Vergrößerung auch einen Fall abgebildet, in welchem der Haufen noch mit der Wand der Leibeshöhle in Verbindung ist, welcher offenbar abzuleiten ist von einem frühern Stadium, wie es Fig. 58 zeigt.

Die Figg. 188—190 geben Reconstructionen von etwas ältern Stadien, auf welchen die Rückbildung weiter schreitet und schliesslich mit der Auflösung der Zellenhaufen endet. In Fig. 188, Taf. 16 (Stad. 31) ist eine Bestimmung der Nephrotome noch möglich, da hier ausser dem 13. der linken Seite ( $n_{13}$ ) noch alle erhalten sind, wenn auch die vordersten sehr stark in der Grösse reducirt sind. Bis zum Segment 25 ( $n_{22}$ ) tritt die Rückbildung auf der rechten Seite klar hervor, auf der linken aber zeigt das Nephrotom 22 (Segm. 25) bereits eine, wenn auch rudimentäre, Anlage eines Urnierencanälchens<sup>1)</sup>; von hier ab sind daher alle Nephrotome der Urniere zuzurechnen. In den vordern Segmenten der Zwischenzone schwinden sie bald völlig, und dann lässt sich nicht mehr feststellen, welchen Segmenten die Reste noch zugehören, und zwar hauptsächlich aus dem Grunde, weil gleichzeitig eine Verschiebung der ventralen Theile gegen die dorsalen beginnt, die Zone somit über eine immer geringere Zahl von Segmenten sich erstreckt. Die weitere Rückbildung erfolgt ziemlich rasch. Bei einem Embryo vom Stad. 35 (Fig. 189) sind die vordersten 5—7 bereits völlig verschwunden, weiter hinten treffen wir auf der rechten Seite noch drei kleine Reste ( $n$ ), dann folgen grössere; ähnlich liegen die Verhältnisse auf der linken Seite, und dann beginnt die Urniere ( $urn_I$ ); das 5. Urnierennephrotom rechts hat bereits ein secundäres ( $urn_{II}$ ) abgeschnürt, beim 2. und 4. ist es in Anlage, das 3. ist in Rückbildung. Auf dem Stad. 36 (Fig. 190, Taf. 19) sind im Ganzen rechts nur noch ein, links zwei kleine Reste ( $n$ ) vorhanden, dann folgen etwas grössere Haufen, welche aber wahrscheinlich als sich rückbildende Urnierennephrotome zu beurtheilen sind ( $urn_I$ ); das 3. zeigt erst die Anlage eines Canälchens und eines Peritonealcanals. Die ersten 5 haben alle keine secundären Nephrotome gebildet. Beim Embryo vom Stad. 39 (Fig. 191, Taf. 15) sind alle Nephrotome der Zwischenzone und ebenso auch schon die ersten Urnierennephrotome ver-

---

1) Die Einzelheiten konnten auf den Figuren nicht eingetragen werden.

schwunden; die ersten noch vorhandenen (*urn<sub>1</sub>*) sind zwar weiter, aber auch rudimentär entwickelt.

Ein Vergleich der Figg. 186—193 lehrt sofort, dass ausser der Rückbildung der Nephrotome in dieser Zwischenzone noch andere auffallende Veränderungen sich abspielen. Der hintere Rand der Vorniere und der vordere der Urniere rücken sich einander immer näher, und wie unten weiter gezeigt werden soll, kommen sie nicht nur zur Berührung, sondern schieben sich sogar über einander. Es muss also eine sehr starke Zusammenschiebung in den betreffenden Segmenten stattfinden. Diese ergibt sich aber auch aus andern Veränderungen des Bildes. Während auf den ersten Stadien der Vornierengang (*vg*) ziemlich gerade die Zwischenzone durchzieht, treten mehr und mehr Schlängelungen auf, und ein Verfolgen derselben lehrt, dass unter den Windungen Anastomosen auftreten, so dass ein vollständiges Netz von Canälen sich entwickelt. In Fig. 191 habe ich links (*vg*) eine derartige Verbindung eingetragen; sie finden sich ebenso an andern Stellen der Zwischenzone, aber da es mir unmöglich war, über das Gewirr von Durchschnitten von Canälen, welches die Schnitte aus dieser Gegend zeigen, Klarheit zu gewinnen, es mir auch der Mühe nicht werth zu sein schien, so habe ich in Fig. 192, Taf. 12, und Fig. 193, Taf. 17, nur den Hauptcanal und seine Windungen eingetragen. Die vielen Seitencanäle, die von ihm ausgehen und mit ihm und unter einander communiciren, muss man sich hinzudenken. Sie liegen nur in der Zwischenzone. Weiter wird eine Zusammenschiebung noch angezeigt durch die Zellmassen (*mn*), welche noch zwischen den Vornierengängen gelagert sind, indem sie Anfangs (Fig. 186, Taf. 14, *mn*) segmental angeordnet sind, später aber mehr und mehr zu verschiedenen grossen, unregelmässigen Haufen vereinigt werden.

In welcher Weise aber die Verkürzung der Zwischenzone erfolgt, kann aus diesen Reconstructionen nicht mit Sicherheit erschlossen werden, hierfür sind die Längsschnitte (Fig. 173—180, Taf. 12—14) besser geeignet.

Es möge vorausgeschickt werden, dass die Umrisse aller Theile dieser Figuren mit dem Zeichenapparat eingezeichnet sind. Natürlich sind mehrere Schnitte für jede Figur combinirt worden, da die vordern und hintern Theile nicht auf derselben Höhe liegen. Der Schnitt ist so geführt gedacht, dass er die Canälchen der Vorniere dort durchschnitten hat, wo sie die grösste Länge hat, und die Urniere auf der Linie, auf welcher die MALPIGHI'schen Körperche

liegen. Ferner habe ich noch die äussern Peritonealtrichter der Vorniere, welche zum Theil lateral-, zum Theil medialwärts des Schnitts gelegen sind, in den Figg. 173—175 im Bereich der Urniere den Vornierengang, in Fig. 178 die Umrisse der Vornierenkammern und in Fig. 174 die Hauptvenen eingetragen. Die Figuren sind alle bei gleicher Grösse gezeichnet, die ersten drei (Fig. 173 bis 175) mussten aber auf  $\frac{4}{5}$  verkleinert werden.

Auf dem Stad. 30 (Fig. 173, Taf. 12), mit welchem die Darstellung beginnen möge, sind die Nephrotome der Zwischenzone zwar zum grössten Theil schon rückgebildet, aber die Vorniere (*vn*) und Urniere (*urn*) befinden sich noch in der ursprünglichen Lage zu einander. Die Vorniere zeigt in den vordern Abschnitten eine geringe Concentrirung: so liegt der Nephrotomaltrichter des ersten Abschnitts (in der Figur der erste Trichter, er ist wie die folgenden äussern Peritonealtrichter eingetragen) nicht am Hinterrande des 4. Segments, sondern im 6. Die hintern Abschnitte zeigen noch deutlich die segmentale Anordnung. Die Vorniere erstreckt sich mithin nicht mehr wie Anfangs über die Segmente 4—14, sondern nur über die Segmente 6—14. Der Vornierengang durchzieht unter leichten Schlingelungen die nierenfreie Zwischenzone, welche 9 Segmente (15—23) umfasst, und setzt sich dann in gerader Linie in die Urniere fort. Im Segment 24 trifft man das 1. Urnierenephrotom (*urn<sub>I</sub>*), und segmental angeordnet folgen die andern. Wie klar zu ersehen ist, nimmt der Grad der Ausbildung derselben vom Segment 24—30 allmählich zu. Die ersten 2 sind ganz rudimentär, nur solide Zellenhaufen, das 3. zeigt noch ein Lumen und ist etwas grösser, das 4. hat ein secundäres Nephrotom (*urn<sub>II</sub>*) abgeschnürt, erst das 5. (Segm. 28) zeigt die Anlage eines Canälchens, das in den folgenden bereits stärker entwickelt ist. Im Segment 30 ist es in Verbindung mit der künftigen Kapsel getroffen.

Ein bereits etwas verschiedenes Bild zeigt Fig. 174, Taf. 13, vom Stad. 36. Die Vorniere zeigt zwar bei flüchtiger Betrachtung keine auffallenden Veränderungen, indessen geht aus der grössern Breite und Zahl der Durchschnitte von Canälen schon hervor, dass eine stärkere Zusammenschiebung der Abschnitte stattgefunden haben muss. Die Vorniere hat denn auch nur noch die Länge von 8 Segmenten oder eigentlich noch weniger, da das vorderste Stück nur von den cranialwärts weit vorgewachsenen ersten 2 Canälchen eingenommen wird. Ferner finden wir den Trichter des zweiten Abschnitts (es ist der erste in der Figur) nicht mehr am Ende des

6. Segments, sondern am Ende des 10. oder den Anfang der Vorniere nicht mehr am Ende des 5., sondern im 8. Da der letzte Trichter jetzt im 16. sich findet, früher im 14. lag, so folgt daraus, dass ausser einer Concentrirung der Abschnitte auch die ganze Vorniere nach hinten um 2 Segmente verschoben ist. Dieses äussert sich auch im Verlauf des Vornierengangs, indem er auf- und abwärts stärkere Windungen beschreibt. Die Zwischenzone ist scheinbar nur um ein Segment kürzer geworden, aber es ist zu bedenken, dass die vordern Urnierenanlagen bereits zurückgebildet sind. Die Urniere, welche bedeutend weiter entwickelt ist, zeigt im vordern Abschnitt auch nicht mehr den segmentalen Bau; wir finden manchmal zwei MALPIGHI'sche Körperchen in einem Segment, und zwar sind die vordersten 6, welche durch die weit aufgetriebenen Kapseln sofort ihre rudimentäre Ausbildung verrathen, am meisten zusammengeschoben. Vom 4. primären MALPIGHI'schen Körperchen ( $mk_1$ ) an treffen wir auch secundäre Nephrotome.

Fig. 175 (Stad. 41) zeigt weitere wichtige Veränderungen. Wenn man die Lage der ventralen Theile zu den Nephrotomen betrachtet und dieses Stadium mit dem frühern vergleicht, so ergibt sich, dass die Spitze und das Ende der Vorniere um 9 Segmente caudalwärts gerückt ist, die Verschiebung bereits einen grossen Umfang angenommen hat. Weiter umfasst die Zwischenzone nicht mehr ganz 5 Segmente, und die Spitze der Urniere liegt jetzt am Ende des Segments 28. Dann fällt sofort die stärkere Aufknäuelung des Vornierengangs am Ende der Vorniere auf; auch sind die Peritonealtrichter ebenfalls nach hinten mehr verlagert. Die Urniere zeigt geringere Veränderungen; da secundäre Nephrotome erst hinter dem 8. MALPIGHI'schen Körperchen (Segm. 33) auftreten, so sind die vordern bereits rückgebildet.

Von diesem Stadium an beginnt die Rückbildung der Vorniere deutlicher zu werden, indem die schon dargestellten Veränderungen, Trennung der Canälchen und Peritonealcanäle von den Kammern, Anastomosen unter den Canälchen, stärkere Färbung ihrer Zellen, Abnahme des Volumens und der Lumina, Verschwinden der histologischen Differenzirung u. a. mehr und mehr in Erscheinung treten. Mit diesem Stadium scheint auch die Verschiebung der Vorniere, Zwischenzone und des ersten Theils der Urniere ein schnelleres Tempo anzunehmen. So geben Fig. 176 und 177 (Taf. 14) die Verhältnisse von dem Stad. 45, Fig. 178—180, Taf. 14), vom Stad. 47 wieder. In Fig. 176 liegt die Spitze der Vorniere im Segment 21, in Fig. 177

im Segment 25, in Fig. 178 im Segment 35, und damit hat die Verschiebung ihr Ende erreicht. Die nächst folgenden Stadien zeigen nur weitere Grade der Rückbildung bis zum völligen Verschwinden der Vorniere, ohne dass eine weitere Lageveränderung hierbei erfolgt. Und wie das Vorderende ist auch das Hinterende natürlich in ähnlich starker Weise caudalwärts gerückt, doch kommt zum Theil auch die Concentration der ganzen Vorniere in Folge der Rückbildung mit in Betracht. Die Abnahme des Volumens der Canälchen und das allmähliche Schwinden ihres Lumens kommt in den Figuren deutlich zum Ausdruck. Vorher haben sich schon die Kammern losgelöst, da sie, wie schon bemerkt wurde, offenbar durch die Glomeruli Anfangs noch von der Aorta gehalten werden; sie sind bald am Anfang oder auch vor den Canälchen zu treffen (z. B. Fig. 178 *vn*<sub>1</sub>). Ihre Verschiebung erfolgt mithin langsamer als die der Canälchen, doch ist der Unterschied kein bedeutender. Sie unterliegen gewöhnlich früher der Rückbildung als die letztern. Am längsten erhalten sich gewöhnlich die äussern Peritonealtrichter (*ptr*<sub>a</sub>); sie werden mehr und mehr an der Hinterfläche der Vorniere zusammengedrängt (Fig. 177, 178, 180), ja sie können sogar über die hintere Grenze derselben hinaus verlagert werden. In Fig. 179 waren sie bereits rückgebildet.

Hinter der Vorniere hat sich das Bild sehr wesentlich verändert gegen früher; zunächst durch den Vornierengang, indem dieser (Fig. 176, 177 *vg*) zu einem ausserordentlich engen Knäuel zusammengedrängt ist. Das Auftreten zahlreicher Anastomosen, der Zerfall in grössere, bald auch kleinere Stücke, die Ablösung vom hintern Theil, eine Verengung des Lumens, eine geringere Färbbarkeit kennzeichnen die Stadien der Rückbildung, sie endet auch ebenso wie bei der Vorniere mit der völligen Auflösung. Ausserdem zeigt die Zwischenzone sich dadurch verändert, dass Urnieren in ihr auftritt und schliesslich sogar dorsal von den Vornierenresten liegt. Richtiger muss man sagen, dass die letztern schliesslich unter die Spitze der Urnieren geschoben wird. So treffen wir in Fig. 177 die ersten rudimentären Kapseln über einander und dorsalwärts gelagert, in Fig. 178 liegen die letzten Peritonealtrichter bereits unter dem 1. MALPIGHI'schen Körper, und in Fig. 180 zeigen sogar alle Trichter diese Lage. Jetzt findet man mithin Vorniere und Urnieren in demselben Bereich. Da sowohl die hintersten Vornierentheile wie die vordersten Urnierentheile in Rückbildung sich befinden, so ist manchmal eine Entscheidung darüber schwer,

ob man besonders die Durchschnitte von Canälchen so oder so zu deuten hat. Fig. 123 (Taf. 7) giebt einen solchen Schnitt wieder. Die zwei äussern Peritonealtrichter (*ptr*) gehören sicher zu der Vorniere, weiter giebt sich auch der MALPIGHI'sche Körper (*mk*<sub>1</sub>) leicht als solcher der Urniere zu erkennen, auch die beiden Querschnitte durch die mit hellen Zellen versehenen Stränge (*vg*) sind sicher als Durchschnitte durch den sich rückbildenden Vornierengang zu beurtheilen. Aber welche von den Canälchen oder compacten Haufen, die in der Figur ausserdem noch erkennbar sind, der Urniere und welche der Vorniere zuzurechnen sind, ist sicher zu entscheiden nicht möglich.

Prüfen wir nun noch, wie weit die Urniere von der Zusammensetzung beeinflusst wird, so muss zunächst daran erinnert werden, dass die vordersten Urnierenabschnitte schon zum Theil vor jeder Ausbildung, zum Theil bald nachher verschwinden, also die auf Fig. 180 vordersten MALPIGHI'schen Körperchen nicht mehr die vordersten sind, welche überhaupt angelegt werden. Das geht auch schon daraus hervor, dass wir auf den Figg. 175—178 eine viel stärkere Dysmetamerie der primären Kapseln im vordern Theil der Urniere treffen als auf den spätern Stadien Fig. 179—180. Ausserdem finden wir, dass früher der erste ganz ausgebildete Urnierenabschnitt im Segment 30 lag, jetzt im Segment 35 oder 36. Daraus folgt also, dass auch der vorderste Theil der Urniere ebenfalls, wenn auch nicht in sehr starkem Maasse, zusammen- und caudalwärts verschoben ist. Vom Segment 38 an findet man fast durchweg eine segmentale Anordnung der primären Urnierenabschnitte. Freilich liegen dieselben auf beiden Seiten keineswegs auf gleicher Höhe; dies hat aber seinen Grund in der verschieden starken Entwicklung der secundären Abschnitte. Je nachdem, ob sie vollständig ausgebildet oder rudimentär sind, tritt eine etwas andere Lage der hinter einander liegenden Abschnitte ein. Die Figuren lassen auch die verschiedene Ausbildung der secundären Nephrotome (*urn*<sub>II</sub>) in der vordern Zone erkennen. Meist tritt überhaupt keine ein, oder die Entwicklung sistirt bald, oder vereinzelt werden sie vollständig ausgebildet, so in Fig. 179 die beiden letzten, in Fig. 180 eines im Segment 38 und 40 (*urn*<sub>II</sub>), und im letzten Segment ist auch ein tertiäres Nephrotom abgeschnürt.

Die Untersuchung hat mithin das Resultat ergeben, dass eine sehr weit gehende Verschiebung der Vorniere, der Zwischenzone und des vordersten Theils der Urniere in caudaler Richtung im Laufe der letzten Entwicklungsperiode stattfindet; sie beträgt für

die Vorniere etwa 30 Segmente. Es muss aber weiter noch hinzugefügt werden, dass dieselbe auf beiden Seiten nicht ganz gleichmässig verläuft, dass auf der linken Seite dieselbe etwas rascher verläuft als auf der rechten und dass eine gleiche Asymmetrie auch hinsichtlich der Ausbildung der vordern Urnierenabschnitte gewöhnlich festzustellen ist, indem auf der rechten Seite die rudimentären weiter entwickelt sind und später sich zurückbilden als auf der linken. Diese Unterschiede dürften ihre Erklärung wahrscheinlich in der Rückbildung der linken hintern Cardinalvene finden. Aber noch eine andere wichtigere Thatsache muss hinzugefügt werden, dass nämlich die Verschiebung nicht nur die genannten Theile betrifft, sondern auch das Herz und die Leber. Sie rücken in demselben Tempo von vorn nach hinten; der Vorderrand der Leber liegt z. B. in Fig. 173 (*le*) im 7. Segment, in Fig. 230 im 9. Segment, schliesslich im 32. Segment. Der hintere Rand ist deshalb nicht als Grenze zu nehmen, da die Leber selbst zugleich nach hinten auswächst. Und ebenso finden wir das Herz zuerst in den vordersten Segmenten, schliesslich im 29. Ueber die Ursachen, welche diese Verschiebung der Organe veranlassen, habe ich keine Klarheit gewinnen können. Man sieht wohl, dass die Verschiebung gleichmässig Schritt hält mit der von vorn nach hinten sich vollziehenden Abschnürung des Embryos vom Dotter, weiter, dass mit dem Beginn derselben die Lunge sich anlegt und dann allmählich nach hinten auswächst, und endlich, dass die vor der Urniere gelegenen Myotome stark nach vorn auswachsen; da zugleich eine Verkürzung der ventralen Theile der Segmente in Folge der Rückbildung eintritt, so könnte dadurch wohl eine später mehr caudale Lage der letztern erklärt werden, aber nicht die thatsächlich stattfindende starke Verschiebung. Und auch die zuerst erwähnten Vorgänge scheinen mir nicht eine befriedigende Erklärung zu geben. Nur das ist wohl als sehr wahrscheinlich anzunehmen, dass diese Verschiebung in enger Beziehung stehen wird zu der veränderten Lebensweise, besonders zu der Ausbildung der schlängelnden Fortbewegung und zu dem durch sie bedingten Verlust der Extremitäten.

---

Bei *Ichthyophis* soll nach SEMON (91) eine Zwischenzone, in welcher keine Nierenkanälchen gebildet werden, wie bei *Hypogeophis*, nicht vorhanden sein, vielmehr sollen hier Urnieren und Vornieren in einem und demselben Segment vorkommen. Das erstere ist richtig, das letztere falsch. Er stützt diese Behauptung fast aus-

schliesslich auf ältere Stadien. Allerdings liegen hier beide auf einem Schnitt. Dasselbe habe ich auch bei *Hypogeophis* auf ältern Stadien constatiren können, nur ist in so fern ein Unterschied vorhanden, dass hier die Nierenabschnitte dieser Zone bereits in der Rückbildung weit vorgeschritten sind, bei *Ichthyophis* nach SEMON's Figuren die Urniere noch wohl ausgebildet ist. Meine Untersuchung hat nun gezeigt, dass dieses Vorkommen von Urniere und Vorniere in demselben Bereich erst secundär und zwar in Folge einer caudalen Verschiebung der letztern eintritt. Sollten nun ähnliche Vorgänge nicht auch bei *Ichthyophis*, welche Form sonst so grosse Uebereinstimmung mit der meinigen zeigt, sich abspielen? SEMON hat solche nicht erkannt, doch lässt sich aus verschiedenen Angaben schliessen, dass sie stattfinden. „Die Abbildungen“ (fig. 22—25) „zeigen ohne weiteres, dass da, wo beide Bildungen zusammen auftreten, die Vorniere ventral vor der Urniere liegt. Meistens (nicht immer) sind beide Organe durch eine Einschnürung von einander gesondert, so dass sich die Vorniere faltenartig vor die Urniere legt. Diese Falte verstreicht nach unten zu, indem sich ihr Ende mehr und mehr zwischen die Urniere einkeilt“ (p. 21). Weiter (p. 6) giebt er an, dass Anfangs die 12—13 Vornierencanälchen 12—13 Körpersegmenten entsprechen, später auf 11 Vornierensegmente nur 7 Körpersegmente kommen, dass die Schlingelung des Vornierengangs später im ganzen Bereich der Vorniere stärker wird. „Doch erstreckt sich diese Bildung von Windungen am Vornierengang nie tiefer abwärts als bis zu der Stelle, an welcher die ersten Urnierencanälchen auftreten und in den Gang einmünden“ (p. 6). „Um diese Zeit“ (sein Stad. III) „beginnt die Vorniere im Wachsthum zurückzubleiben. Da sie unten durch ihren Gang an der Kloake fixirt ist, oben aber nicht fixirt, so wird sie in Folge der Wachsthumdifferenz gegen die Körpersegmente und die Aorta nach unten verschoben oder so zu sagen herabgezogen. So machen auch die vor der Aorta zum MALPIGHI'schen Körper der Vorniere tretenden Glomeruli natürlich jene Verschiebung mit; da sie aber ihrerseits an der Aorta fixirt sind, welche im Wachsthum nicht zurückbleibt, so müssen sie von ihrem Aortenursprung zum und im MALPIGHI'schen Körper herabsteigen“ (p. 17). Da die beschriebenen Vorgänge ganz ähnlich denjenigen sind, welche bei *Hypogeophis* nicht nur in Folge der Rückbildung der Vorniere, sondern hauptsächlich in Folge der caudalen Verschiebung eintreten, so ist es dadurch schon wahrscheinlich gemacht, dass die letztere auch bei *Ichthyophis* stattfindet.

Dieser Schluss wird weiter dadurch bestätigt, dass im erwachsenen Thier die Reste der Vorniere etwa im Segment 18 liegen; da nun bei dieser Form der erste Vornierenabschnitt wie bei *Hypogeophis* dem 4. Segment angehört, so muss also eine, wenn auch nicht so starke, Verschiebung stattgefunden haben. Daraus folgt, dass das Vorkommen von Vor- und Urnieren in demselben Bereich auf ältern Stadien als secundär zu beurtheilen ist, auf keinen Fall einen Beweis für die Entstehung der ersten Urnierenabschnitte in Vornierensegmenten abgeben kann. Nun will SEMON aber dasselbe auch schon auf frühern Stadien, auf welchen eine Verschiebung noch nicht stattgefunden hat, festgestellt haben. Diese Feststellung wird aber lediglich begründet durch die Auffassung, dass die Nebenniere der hintere Abschnitt seines „MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere“ sei; da Nebenniere nun auch in den ersten Urnierensegmenten gleich hinter der Vorniere aufträte, so finde sich also Vorniere und Urnieren in einem und demselben Segment. Wie sich zeigen wird, hat die Nebenniere nichts mit der Vorniere zu thun, ihre Lage kann also keine Stütze für SEMON's Auffassung abgeben. In seinen figg. 16 und 18 bildet er Schnitte ab, welche dieselbe weiter stützen sollen. Sie sollen erweisen, dass der MALPIGHI'sche Körper der Urnieren und der Vornieren eng zusammengehörige Bildungen sind, dass der erste aus dem dorsalen, der letzte aus dem ventralen Theil einer und derselben Anlage hervorgehen. Diese Figuren scheinen mir nichts zu beweisen. Ich möchte glauben, dass er in beiden Figuren nur die Urnierenephrotome abgebildet hat, welche sich weiter auszubilden beginnen. Jeden Falls ist es mir unmöglich, seiner Ansicht beizupflichten, dass die in fig. 16 als „abgeschnürte Leibeshöhle der Urnieren“ und als „Vornierenanälchen“ bezeichneten Theile diese Bedeutung haben. Und ebenso kann ich nicht annehmen, dass der in fig. 18 als „abgeschnürte Leibeshöhle“ bezeichnete Theil diese Bedeutung hat, wenn die ventral liegenden Canälchen einem Urnierenephrotom zugehören und nicht rudimentäre Vornierenabschnitte sind. Meine Zweifel werden aber noch bestärkt durch die Untersuchung einer Serie durch einen Embryo von *Ichthyophis*, bei welchem die Vorniere fertig gebildet war, die Urnieren in der Anlage war. Dieselbe ergab nämlich, dass das 1. Urnierenephrotom hinter der Vorniere lag, nicht in demselben Bereich mit der Vorniere. Sie zeigte aber im Vergleich mit *Hypogeophis* einen wichtigen, interessanten Unterschied, dass nämlich in den der Vornieren folgenden Segmenten die Nephrotome sich zu Ur-

nierenabschnitten umzubilden beginnen, indem die Anlage des Canälchens, des Peritonealcanals und der Kapsel schon erkennbar ist *Ichthyophis* zeigt somit ursprünglichere Verhältnisse als *Hypogeophis* bei welcher in dieser Zone nur noch Nephrotome sich bilden, diese aber sich nicht mehr zu Nierenabschnitten entwickeln. Die Urniere ist mithin viel stärker entwickelt, denn die Anlage des vordersten Abschnitts liegt, da die Vorniere im 4. Segment beginnt und nach SEMON 12—13 Abschnitte gross ist, etwa im 17. oder 18. Segment, bei *Hypogeophis* dagegen im 24. Die Differenz erscheint zwar nicht gross, aber man muss weiter in Betracht ziehen, dass bei letzterer Form auch noch die ersten 6—7 Anlagen sich völlig zurückbilden. Bei *Ichthyophis* scheinen dagegen alle Anlagen sich auch zu entwickeln, da SEMON nichts über Rückbildung von solchen berichtet und auch die Lage des Vorderendes der Niere im ausgebildeten Thier dagegen spricht, denn es liegt etwa im 18. Segment, ist also nicht gegen früher verschoben. Da die Vorniere direct vor der Urniere liegt, eine nierenfreie Zwischenzone ganz fehlt, so kann die caudale Verlagerung derselben nicht einen so grossen Umfang nehmen und wird sich auch nicht so auffallend bemerkbar machen wie bei *Hypogeophis*; sie äussert sich nur in einer starken Zusammenschiebung, die auch SEMON erkannt hat, und in einer Verschiebung derselben unter das Vorderende der Urniere, welche Lagerung SEMON für die ursprüngliche hält. Man könnte diese Verlagerung zum grössten Theil allein durch die Rückbildung der Vorniere erklären, aber es sind noch andere Anzeichen vorhanden, dass auch bei *Ichthyophis* eine caudale Verschiebung der ventral gelegenen Theile im vordern Körperabschnitt eintritt; nämlich das Herz und die Leber werden aus den vordersten Segmenten auch hier bis zu dem Vorderende der Niere, also etwa bis zum 18. Segment, zurückgeschoben; der Process nimmt mithin hier nur nicht eine so grosse Ausdehnung an wie bei *Hypogeophis*. Die Ursache für diese Verschiedenheiten beider Formen ist meiner Ansicht nach darin zu suchen, dass *Ichthyophis* eine viel primitivere Form ist als *Hypogeophis*; das lehrt die Entwicklung und der Bau, wie ich schon im zweiten Beitrag (99) hervorgehoben habe; besonders dürfte die schärfere Ausbildung des Körpers für die Lebensweise in der Erde von Einfluss gewesen sein.

#### E. Das Gefässsystem der Excretionsorgane.

In den Capiteln A und C habe ich bereits der arteriellen Ge-

fässe, die mit den Nieren in Beziehung treten, gedacht. Für jeden Vornieren- und Urnierenabschnitt entsendet die Aorta auf jeder Seite ein Vas afferens. Anfangs stimmen die der beiden Nieren in der Lage ihrer Abgangsstelle von der Aorta ziemlich überein, indem diese in der lateralen Wand gelegen ist; später rücken die beiden Vasa afferentia der Urniere etwas mehr dorsalwärts, die der Vorniere dagegen ventralwärts und können sich hier auch zu einem, allerdings nur kurzen, gemeinsamen Stamm vereinigen. Ein jedes Gefäss bildet dann besonders über die dorsalen und medialen Wände der Vornierenkammer und BOWMAN'schen Kapsel einen Glomerulus, der die Wände der erstern nur wenig und unregelmässig einbuchtet, bei der letztern aber in dem Hohlraum der tief eingefalteten einen Wand gelegen ist. Aus dem Glomerulus heraus führt ein Vas efferens, das sehr kurz ist und in die Verzweigungen der Cardinalvenen bezw. in das Quergefäss, welches von der zuführenden Nierenvene in die Hohlvene führt, einmündet. Es ergibt sich somit, dass in Bezug auf das arterielle Gefässsystem Vorniere und Urniere im Wesentlichen übereinstimmen; in der Verschiedenheit der MALPIGHI'schen Körper der beiden, welche in der Gestalt der Kammer bezw. Kapsel besteht, kann ich nur einen verschieden hohen Grad der Ausbildung sehen. Ebenso kann bei der Vergleichung nicht die Verschiedenheit in Betracht kommen, dass in der Urniere noch secundäre, tertiäre u. s. w. Glomeruli gebildet werden und deren Vas afferens nicht direct von der Aorta ausgeht, sondern von dem primären Gefäss.

Diese Darstellung muss noch durch einige Angaben ergänzt werden. In den vordern Segmenten der Zwischenzone, in welchen nur die Nephrotome angelegt, aber nicht weiter entwickelt werden, findet man auf den betreffenden Stadien ebenfalls ähnliche intersegmental angeordnete Aussackungen der Aorta wie in den Vornierensegmenten. Dann habe ich noch eines andern arteriellen Gefässes zu gedenken. Auf etwas vorgerücktern Stadien der Ausbildung der Vorniere geht gleich hinter der Vorniere ventralwärts ein unpaares, Anfangs schwaches Gefäss ab, welches dann, an der Wurzel des Mesenteriums angekommen, cranialwärts unter der Vorniere weiter zieht (Fig. Q *gf*, S. 119), auf dem Wege von den Glomeruli Zweige aufnimmt und dann weiter am Darm sich verzweigt. Auf ältern Stadien sind diese Verbindungen nicht mehr zu treffen. Es scheint mir, als ob hier ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei den Selachiern und als ob das Gefäss hervorgeht aus der Vereinigung der hinter

der Vorniere gelegenen Aussackungen der Aorta, also den Anlagen von Glomeruli. Doch habe ich noch nicht über dieses Gefäss, besonders auch sein späteres Schicksal, volle Klarheit erlangen können und beschränke mich deshalb auf die Anführung der Thatsache.

Während die Feststellung der arteriellen Gefässe und ihres Verlaufs, abgesehen von dem wegen seiner Kürze wenig auffallenden Vas efferens und von dem zuletzt erwähnten Gefäss, keine Mühe bereitet, so war dies um so mehr der Fall in Bezug auf die venösen Gefässe. Aus den bisher vorliegenden Angaben von RATHKE (52) und WIEDERSHEIM (79) über die hintern Körpervenen des erwachsenen Thiers wie aus den wenigen von SEMON über die Entwicklung derselben war es mir unmöglich, eine bestimmtere Ansicht über ihren morphologischen Werth und über ihre Beziehungen zu denjenigen der andern Amphibien zu gewinnen. Im erwachsenen Thier liegen nach den übereinstimmenden Angaben der ersten beiden Forscher die Verhältnisse folgendermaassen: Die hintere Hohlvene entsteht im hintern Ende der Nieren, zieht zwischen denselben ventral von der Aorta nach vorn und theilt sich auf der Höhe des hintern Leberendes in zwei Gefässe. Das eine, grössere verlässt die Niere und wendet sich in der Gegend des Pankreas zur Leber, verläuft an dieser entlang bis zum Vorderende und dann auf geradem Wege zum Herzen; es nimmt besonders die Lebervenen auf. Das andere, dünnere Gefäss, erscheint als die directe Fortsetzung der Hohlvene, verlässt die Niere erst am Vorderende und mündet mit der rechten Vena jugularis in den Sinus venosus ein. Der letztere Zweig der Hohlvene ist von RATHKE als „vordere Nierenvene“ bezeichnet. Ausserdem wurde von RATHKE schon ein Nierenpfortaderkreislauf nachgewiesen. Vor allem kommen hier zwei Venen in Betracht, die zuführenden Nierenvenen, welche dorsal vom Vornierengang an der lateralen Nierenfläche ziehen und welche um die Nieren-canalchen Plexus bilden, aus denen Gefässe dann in die Hohlvene überführen. Diese Angaben über den Verlauf dieser Venen im erwachsenen Thier kann ich auch für *Hypogeophis* bestätigen.

In Bezug auf die Entwicklung giebt SEMON nur kurze Angaben, was in Folge der geringen Zahl von Stadien, die er untersuchen konnte, leicht erklärlich ist. „Die Vorniere erhält ihr venöses Blut aus seitlichen Rumpfmuskelvenen, die um die Canäle der Vorniere einen mächtigen Plexus bilden. Diesen Plexus und seine am proximalen Ende der Vorniere als abführende Vene austretende Fortsetzung bezeichnen wir als Vena cardinalis posterior“ (p. 35). Mit

der Rückbildung der Vorniere „geht eine allmähliche Reduction des Vornierenplexus der Venae card. post. Hand in Hand“ (p. 36). Das venöse Gefäßsystem der Urniere ist von dem der Vorniere ganz getrennt. „Die Urniere erhält ihr Blut ebenfalls aus seitlichen Rumpfmuskelvenen, die wir als Venae ren. adv. bezeichnen. Diese Venen bilden bis jetzt noch keinen Längsstamm (JACOBSON'sche Vene). Ein solcher bildet sich erst später und liegt dann an der Aussen- seite der Urniere zwischen Vorniere und MÜLLER'schem Gang. Das venöse Blut der Urniere fiesst nun nicht am proximalen Ende des ganzen Gebildes ab, wie das der Vorniere, sondern begiebt sich durch segmentale Aeste in einen medialen Gefäßstamm, der sich zunächst als paarige Bildung darstellt, allmählich von oben beginnend, zu einem einheitlichen unpaaren Gefäßstamm, der Vena cava inferior, zusammenfiesst“ (p. 35). Dieser Stamm soll sich dann in den oben beschriebenen, an der Leber entlang laufenden Ast fortsetzen. Diesen betrachtet SEMON nicht als die wirkliche Fortsetzung der Hohlvene, vielmehr ist diese RATHKE's vordere Nierenvene. Sie soll in folgender Weise entstehen: Die Hohlvene endet Anfangs „genau am Uebergang von Vorniere und Urniere. Allmählich aber, während sich indessen die Vorniere rückbildet, wächst er weiter nach oben in deren Gebiet hinein und mündet schliesslich mit dem andern, längs der Leber verlaufenden Ast und der Vena jugularis dextra zusammen“ (p. 36).

Da mir diese wenigen Angaben nicht genügen konnten, so habe ich mich bemüht, durch Reconstructions aus den Schnittserien die Entstehung der hintern Körpervenen und ihre Bedeutung aufzuklären; ich habe mich hierbei hauptsächlich nur auf diejenigen beschränkt, welche zu den Excretionsorganen engere Beziehungen haben. Eine ausführliche Darstellung, besonders der ersten Anlage, muss ich auf später verschieben. Ich hoffe aber, dass die gewonnenen Resultate dazu beitragen werden, das Fremdartige, was die Venen der Gymnophionen zeigen, wenn nicht zu beseitigen, so doch verständlich zu machen.

Die ersten Gefässe, welche in der Entwicklung überhaupt auftreten, sind zwei Darmdottervenen; ihre Anlagen, solide Wucherungen des splanchnischen Blattes, treten zuerst auf im vordern Theil des Rumpfes. Etwas vor dem 1. Rumpfsegment rücken sie mit der Abschnürung des Embryos vom Dotter und dem Zusammenschluss der Darmfalten medianwärts zusammen (Fig. 198, Taf. 19, *ldv*, *rdv*), kommen hier bald für eine kurze Strecke zur Vereinigung (Fig. 197 *h*) und geben

damit dem Herzen den Ursprung. Von hinten münden die Darmdottervenen ein, vorn treten die Aortenwurzeln (*ao*) aus. Durch weitere Verschmelzung der erstern wird das Herz schlauchförmig und bildet dann bald die bekannten Krümmungen (Fig. 199 u. 200 *b*), auf welche ich hier nicht weiter eingehen will. Während für die Amphibien fast allgemein angegeben wird, dass die Herzanlage unpaar ist — nur SCHWINK (91) und SALENSKY (96) nehmen eine paarige Anlage, die nach des Letztern kurzer Mittheilung auch aus dem splanchnischen Blatte, nach dem Erstern aber aus dem Entoderm hervorgehen soll —, ist sie bei den Gymnophionen paarig, wie bei den Teleostern und den Amnioten. Eine genauere Darstellung verschiebe ich auf später, möchte hier aber hervorheben, dass ich nicht, wie es fast durchweg geschieht, die paarige Anlage für die secundäre, die unpaare für die primitive ansehe, sondern gerade umgekehrt, und zwar hauptsächlich aus dem Grunde, weil alle grössern Gefässe paarig auftreten und das Herz aus einer Vereinigung der beiden ersten überhaupt sich entwickelnden Gefässe seinen Ursprung nimmt.

Die Verschmelzung der beiden Venen setzt sich dann weiter nach hinten fort. Anfangs ist der unpaare Stamm (Fig. 200) breit und nur durch eine leichte Furche vom Sinus venosus abgetrennt, bald aber tritt eine Verengung des Lumens ein (Fig. 201, Taf. 20, *dv*). In Fig. 201 (Stad. 30) ist der unpaare Stamm um den durch punktirte Linien umrandeten, hell gelassenen Theil zu verkürzen; in Folge der starken Krümmung des Embryos musste derselbe, um die Lage zu den hintern Cardinalvenen richtig wiederzugeben, getheilt werden. Weiter möge für diese wie für die folgenden Figuren bemerkt werden, dass die unpaare Darmdottervene (*dv*) lateralwärts gerückt ist, damit die Figuren übersichtlicher werden; sie verläuft in Wirklichkeit auf allen Stadien fast gerade von hinten nach vorn, etwas rechts von der Mittellinie. Je mehr der Darm sich von vorn nach hinten schliesst, der Dotter sich also rückwärts verlagert, um so mehr nimmt die Verlängerung des unpaaren Stamms ihren Fortgang. Von seinem Ursprung an der vordern Darmforte biegt er sich sofort an den hintern und bald an den rechten lateralen Rand der Leberanlage und behält diese Lage auch dauernd bei. In die Leber sendet der Stamm, sobald er sie erreicht hat, Aeste hinein, die bald als ein unpaares Gefäss sich darstellen und die erste Anlage der Pfortader bezeichnen (in Fig. 201 *vp*). Nahe dem Abgang dieses Gefässes bildet sich etwas später ein Anfangs blinder

Fortsatz aus, welcher dorsalwärts in das Mesenterium dringt, sich gegen die rechte Cardinalvene wendet (Fig. 201 *x*) und sich bald mit dieser vereinigt. Mit dieser Vereinigung tritt eine bedeutendere Umgestaltung der Darmdottervene ein, doch muss vorher die Entwicklung der andern in Frage kommenden Venen betrachtet werden.

Die Cardinalvenen habe ich deutlich als continuirliche Gefässe erst auf dem Stad. 20 (Fig. 199 *lcv* u. *rcv*) verfolgen können, sie entstehen jeden Falls später als die Darmdottervenen. Sie beginnen etwa auf der Höhe des Hinterendes der Vorniere und ziehen dann dorsal vom Vornierengang als kleine Gefässe cranialwärts, um am Vorderrande der Vorniere sich abwärts zu wenden, mit den noch kürzern vordern Cardinalvenen (*vcv*) den Ductus Cuvieri zu bilden und dann auf diesem Stadium in die beiden Darmdottervenen, auf etwas ältern Stadien (Stad. 25, Fig. 200) in den durch ihre Verschmelzung entstandenen Sinus venosus einzumünden. Auf diesem letztern Stadium waren sie mit der fortschreitenden Entwicklung des Embryos bereits weit nach hinten ausgewachsen, zeigten hier aber schon einen besondern Verlauf. Im hintern Theil des Embryos treffen wir nämlich jetzt jederseits zwei Gefässe; das eine (Fig. 62, 75, 126, 128, 200 *onv*) zieht wie vorn die hintern Cardinalvenen dorsal vom Vornierengang und setzt sich nach vorn in jene am Hinterende der Vorniere continuirlich fort; es ist die von RATHKE als „zuführende Nierenvene“ bezeichnete Vene, und ich behalte diese Bezeichnung vorläufig bei; ob die Vene nicht besser als die eigentliche Cardinalvene aufzufassen ist, möge unten näher erörtert werden. Ausser diesem Gefäss zieht noch ein zweites nach vorn, welches aber an der ventralen Seite der Niere und medialwärts von den Nephrotomen gelegen ist (Fig. 62, 75, 126, 128, 200 *rcv* u. *lcv*), es wendet sich am Hinterende der Vorniere dorsalwärts und geht dann über in die Cardinalvene, also an derselben Stelle, an welcher die obere Nierenvene sich mit dieser vereinigt. Ich bezeichne diese Vene vorläufig als den hintern Theil der Cardinalvene; der hintere verläuft also an der ventralen Seite und medial und liegt in der Region der Urniere und der Zwischenzone, der vordere verläuft dorso-lateral und liegt im Gebiet der Vorniere. Diese Venen, hintere Cardinalvenen und zuführende Nierenvenen, treten nun in enge Beziehungen zu den Excretionsorganen und zu einander; diese treten zwar schon früher als auf dem Stad. 30, von welchem die Fig. 201 sie darstellt, auf, aber ich habe dieses gewählt, weil hier

dieselben klarer zu verfolgen waren und die Vorniere vollständig entwickelt war. In der Vorniere, deren vordere und hintere Grenze durch die Buchstaben *vn* angedeutet ist, finden wir folgende Verhältnisse. Für jeden Vornierenabschnitt, also segmental, bildet die Cardinalvene eine Aussackung, welche ventralwärts an der lateralen Wand sich erstreckt, und zugleich eine kürzere nach der dorsalen Seite des Abschnitts; von dieser Aussackung aus gehen kleinere Gefäße ab, welche sich zwischen den Canälchen verzweigen, zum Theil bis zu der lateralen Wand des Nephrotoms vordringen und hier das Vas efferens des Glomerulus aufnehmen. Fig. Q stellt

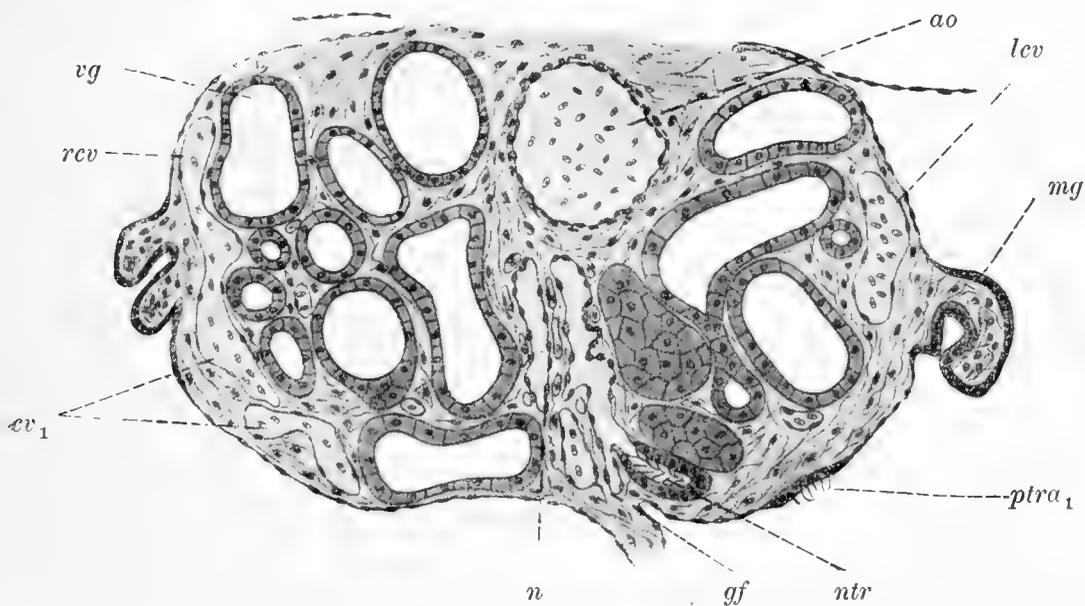


Fig. Q. Querschnitt durch die Vorniere eines Embryos des Stad. 38. 116 : 1.

einen Querschnitt durch die Vorniere dar; rechts hat er die Cardinalvene und ihre Aussackung in fast der ganzen Länge getroffen (*rcv* u. *cv<sub>1</sub>*), und auch zwischen den Canälchen bemerkt man ihre Verzweigungen, die in Fig. 201 und 202 nicht eingezeichnet sind. Auf der linken Seite ist nur die Cardinalvene getroffen worden. Sie bleibt in der Vorniere ausser im vordersten Abschnitt stets in der dorsalen Hälfte, und weiter ist sie stets durch die ganze Vorniere als ein continuirliches Gefäß zu verfolgen, sie ist nicht, wie SEMON angiebt, in einen Plexus aufgelöst. Auf diesen Stadien konnte ich durch Aufzeichnen der Schnitte auch feststellen, dass die Verzweigungen nicht mit einander communicirten, dass somit jeder Vornierenabschnitt seine eigenen venösen Gefäße besitzt ebenso wie einen eigenen Glomerulus. Dass in den Figg. 201 und 202 die Aus-

sackungen der rechten und linken Cardinalvene in jedem Segment einander nicht genau entsprechen, hat zum Theil seine Ursache in der schon erwähnten, früh eintretenden Verschiebung der Vornierenabschnitte gegen einander und in der ungleichen Entwicklung beider Vornieren, zum Theil auch darin, dass einzelne Aussackungen, wenn sie keine Blutkörperchen enthielten, collabirt und deshalb nicht sicher zu verfolgen waren.

In den ersten beiden Segmenten der Vorniere liegen die Verhältnisse etwas anders. In diesem Theil wendet sich die Cardinalvene langsam nach der ventralen Fläche der Vorniere, welche hier in Folge der hauptsächlich cranio-caudal gelagerten Canälchen (vgl. Fig. 171, Taf. 11) nur wenig hoch ist, um dann in den Ductus Cuvieri einzumünden. In Folge dieser Lagerung sind in diesem Theil nur kurze Aussackungen nach der dorsalen Seite entwickelt (Fig. 201 *cv*<sub>1</sub>), und diese verbinden sich zu einem kurzen Längsgefäss. Man kann freilich auch die Verhältnisse etwas anders auffassen, indem man das letztere für die eigentliche Cardinalvene ansieht, das ventral verlaufende Gefäss als ein durch Vereinigung von zwei Aussackungen entstandenes, welches nur dadurch stärker sich ausgebildet hat, dass der Blutstrom durch diese neue ventrale Bahn zum Ductus Cuvieri geleitet ist.

In der Urnierenregion und in der Zwischenzone verlaufen, wie schon bemerkt wurde, die Cardinalvenen, welche jetzt (Fig. 201 *cv*) bedeutend stärker geworden sind, ventral vom Gang und von der Aorta (Fig. R *lcv* u. *rcv*), und zwar von hinten nach vorn bereits convergirend; sie schieben sich etwas unter die Nephrotome bezw. die Urnierenanlagen (Fig. 61, 62, 65—72, 75—83 *lcv* u. *rcv*). Ausser den Cardinalvenen treffen wir hier noch dorsal vom Gang die zuführenden Nierenvenen (*onv* dieselben Figg. und Fig. R und 201). Beide Venen stehen aber segmental durch Quergefässe in Verbindung. Gewöhnlich (Fig. R rechts *onv* u. *rcv*) umgreift jedes Gefäss den Vornierengang völlig, wendet sich ohne weitere Verzweigung schräg abwärts zu der Cardinalvene und mündet in diese mit breiter Oeffnung. Manchmal zieht das Gefäss nur auf einer Seite des Ganges vorbei. Wir haben mithin seitens der zuführenden Nierenvenen ein ganz ähnliches Bild wie in der Vorniere seitens der Cardinalvene, nur mit dem Unterschied, dass hier die Aussackungen sich mit je einem ventralen Gefäss, der Cardinalvene, vereinigen. Im hintersten, noch nicht ganz fertigen Abschnitt des Embryos waren diese Quergefässe nicht zu erkennen.

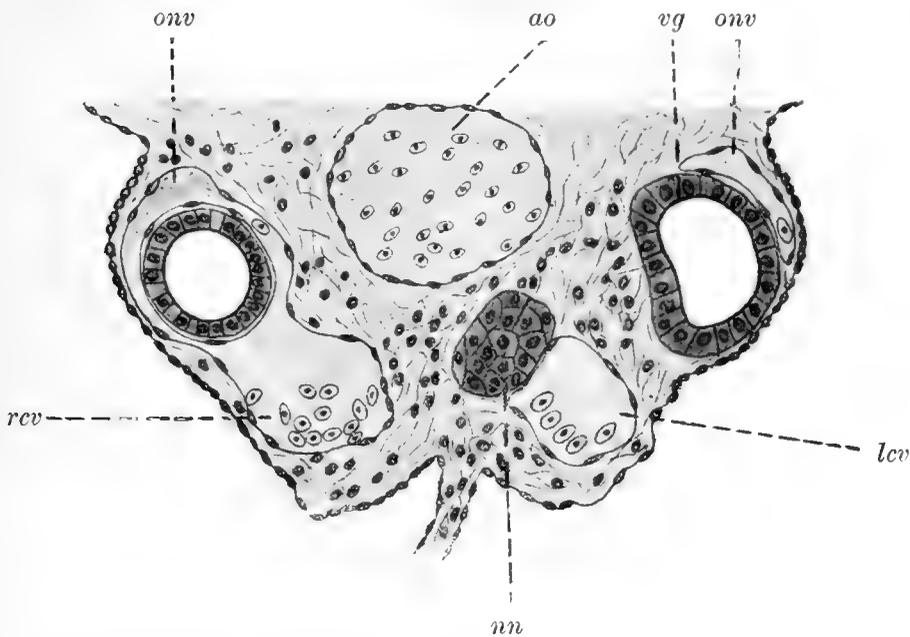


Fig. R. Querschnitt durch die Zwischenzone eines Embryos des Stad. 33. 116 : 1.

Um das Bild zu vervollständigen, möge der Entwicklung etwas vorgegriffen und die Verhältnisse geschildert werden, welche wir im hintern Theil nach beendeter Segmentirung antreffen. Fig. 203, Taf. 20, und Fig. 204a, Taf. 14, geben zwei Stadien (35 u. 38) wieder. Auf dem erstern konnte ich die Cardinalvene (*lcv* u. *rcv*) bis zum Ende des Embryos verfolgen. Sie beginnen mit wenigen Zweigen im Schwanztheil und vereinigen sich zu einem unpaaren Stamm, der Caudalvene (*vcđ*). Da diese bald darauf an zwei Stellen paarig ist, so ist daraus vielleicht zu schliessen, dass auch sie paarig angelegt wird. Dann theilt sich der unpaare Stamm in zwei Gefässe, und jedes zieht auf der dorsalen Seite an der Kloake vorbei, senkt sich etwas vor der Einmündung des Vornierengangs in die Kloake ventralwärts und geht dann in die Cardinalvene über<sup>1)</sup>). Den Anfang der zuführenden Nierenvenen konnte ich mit Sicherheit erst weiter vorn (*onv*) feststellen; da sie aber im hintern Theil sehr eng sind, so ist es nicht ausgeschlossen, dass sie sich noch weiter nach hinten erstrecken. Auf jeden Fall aber sind sie auf diesem Stadium nicht so stark entwickelt wie die Cardinalvenen und stehen auch in keiner Verbindung mit der Caudalvene. Wie die Figur weiter erkennen lässt, beginnen auch die Quergefässe weiter vorn. Bei dem ältern

1) Wegen der grossen Länge sind die Cardinalvenen nicht ganz ausgezeichnet; in den durch punktirte Linien bezeichneten Abschnitten liegen die Verhältnisse aber ebenso wie in den andern.

Embryo (Fig. 204a, Stad. 38) zeigt sich ein wesentlicher Fortschritt. Die aus mehreren Zweigen entstehende Caudalvene (*cvd*) theilt sich wieder in zwei Gefässe gleich hinter der Kloake. Diese verlaufen zunächst dorsal, theilen sich dann etwas vor dem Ende des Vornierengangs (durch *vg* angedeutet) und hinter den letzten Urnierenanlagen (*urn*) in 2 Venen auf jeder Seite. Die eine geht ventralwärts in die gleich starke Cardinalvene (*rcv* u. *lcv*) über, die andere setzt sich dorsal bleibend, direct in die schwächere zuführende Nierenvene (*onv*) fort, und beide sind jetzt von Anfang an durch segmentale Quergefässe mit einander verbunden. Wie die verschiedene Weite der Gefässe anzeigt, wird das Blut der Caudalvene zum grössten Theil in die ventral verlaufende Bahn übergeführt, zum kleinsten Theil in die dorsale Bahn. Wenn es erlaubt ist, die zeitlichen Unterschiede in der Entwicklung zwischen dem vordern und hintern Gebiet ausser Acht zu lassen, die Verhältnisse also, welche wir auf dem Stad. 30 (Fig. 201) im vordern finden, mit denjenigen, welche das Stad. 38 (Fig. 204a) im hintern zeigt, zu einem Gesamtbild zu vereinigen, so würde dasselbe für die hintern Venen jetzt folgendes sein. Vom Dotter führen dem Körper das Blut 2 Darmdottervenen zu, welche sich bald nach dem Eintritt in denselben zu einem unpaaren starken Stamm vereinigen. Nachdem derselbe einen Ast abgegeben hat, welcher in die Leber dringt, zieht er an dem rechten lateralen Rande der letztern entlang fast gerade nach vorn und mündet etwas lateral auf der hintern Seite in den Sinus venosus ein. Das venöse Blut des Körpers sammelt sich hinten in einer unpaaren Caudalvene. Diese theilt sich hinter der Kloake in zwei Gefässe, welche an derselben vorbei an der dorsalen Seite zuerst eine Strecke nach vorn verlaufen und sich dann wieder jedes in 2 Aeste theilen. Der eine, schwächere Ast, die obere Nierenvene, zieht dorsal vom Vornierengang nach vorn und mündet am hintern Rande der Vorniere in die Cardinalvene ein. Auf dem Wege nimmt sie noch Venen aus den Seiten des Körpers auf, doch gehe ich auf diese nicht weiter ein. Der andere Ast, die Cardinalvene, wendet sich nach der ventralen Nierenfläche und verläuft hier durch die Urnierenregion und die Zwischenzone bis zum Hinterrand der Vorniere, steigt hier wieder nach der dorsalen Seite, nimmt hier die zuführende Nierenvene auf und durchzieht dann die Vorniere, dem Gang lateral oder auch etwas dorsal angelagert, nach vorn; im vordern Theil senkt sie sich langsam und bildet dann mit der vordern Cardinalvene den Ductus Cuvieri. Die zuführende Nierenvene und die Cardinalvene sind, so lange letztere

ventral verläuft, durch Quergefäße segmental mit einander verbunden. In der Vorniere bildet jede Cardinalvene ebenfalls segmental je eine Aussackung, welche zwischen die Canälchen Zweige sendet und das Vas efferens des Glomerulus aufnimmt.

Wenn auch die weitem Veränderungen der Darmdottervenen und der Cardinalvene in einander greifen, so mögen sie doch, um die Beschreibung klarer zu machen, getrennt behandelt werden.

Was zunächst die Darmdottervenen betrifft, so wurde bereits erwähnt, dass nahe der Vereinigungsstelle (Fig. 201, Stad. 30) ausser dem Ast (*vp*), welcher in die Leber sich einsenkt, eine Aussackung (*x*) sich bildet, welche dorsalwärts durch das Mesenterium gegen die rechte Cardinalvene sich wendet, und zwar am Anfang der Zwischenzone, also kurz bevor jene nach der dorsalen Seite der Vorniere aufsteigt. Auf dem Stad. 36 (Fig. 202) hat sich dieser Fortsatz (*x*) mit der rechten Cardinalvene vereinigt, so dass das Blut aus dieser nicht mehr nur durch den Vornierentheil derselben (*rcv*) zum Herzen geführt wird, sondern, und zwar der grössere Theil, durch den unpaaren Stamm der Dottervenen (*dv*). Diese Verbindung hat weitere Veränderungen im Gefolge. Die rechte Dottervene (*rdv*) beginnt zu atrophiren; auf dem Stad. Fig. 202 ist sie bereits bedeutend schwächer geworden, auf dem der Fig. 204, Taf. 19 ist sie rückgebildet. Gleichzeitig beginnt der unpaare Stamm (*dv*) nahe seiner Vereinigung mit der rechten Cardinalvene von dem Ast (*vp*), welcher in die Leber übergeht, sich zu lösen; in Fig. 204, Taf. 19, ist die Verbindung (*xx*) nur noch eine schwache und wird dann ganz aufgehoben, so dass jetzt in diesen Ast oder die Anlage der Pfortader nur noch das Blut aus der linken Darmdottervene fliesst. Eingeleitet wurde diese Veränderung auch dadurch, dass, wie Fig. 202 und 204 zeigen, mit dem caudalen Auswachsen der Leber die Abgangsstelle der Pfortaderanlage nach hinten verschoben wurde und so die letztere in engere Beziehung mit der linken Darmdottervene gelangte, so dass sie bald hauptsächlich als deren Fortsetzung erschien. Die linke Darmdottervene mündet von vorn in den Körper ein und wendet sich dann in scharfem Bogen nach vorn; an der Wendungsstelle entsteht eine gegen das Pankreas gerichtete Ausbuchtung (*dv*<sub>1</sub> Fig. 204, 205).

Das jetzt wesentlich umgestaltete Bild ist auf einer Reconstruction aus Längsschnitten (Fig. 174, Taf. 13, Stad. 36) am besten zu übersehen. Die Figur zeigt in so fern noch nicht die gleiche Stufe der Entwicklung, als der unpaare Stamm noch mit der Pfort-

ader in Verbindung steht, andererseits eine etwas höhere, als die beiden Cardinalvenen hinter der Vorniere für eine kurze Strecke sich schon zu einer, der Hohlvene, vereinigt haben, was etwas früher oder später eintreten kann. Das Bild ist jetzt folgendes: Die rechte Cardinalvene, bezw. die Hohlvene theilt sich am Anfang der Urniere in 2 Aeste. Der eine ist die rechte Cardinalvene, deren Verlauf noch im Wesentlichen derselbe wie früher ist, der andere, welcher aus dem unpaaren Stamm der Darmdottervene hervorgegangen ist, verlässt sofort nach seiner Bildung die Niere und begiebt sich zunächst an den hintern, dann an den rechten lateralen Rand der Leber (*le*), zieht an ihr entlang bis zur Spitze und verläuft dann dorsal vom Ventrikel bis zur Mündung in den Sinus venosus. Nahe dem Ursprung besteht noch eine schwache Verbindung (*xx*) mit der Pfortader (*vp*). Diese geht aus der linken Darmdottervene (*ldv*) hervor, welche hinter der Gallenblase (*gbl*) in den Körper eintritt, und sie senkt sich dann in die Leber ein. Sie durchzieht die Leber in der linken Hälfte fast bis zum Vorderende, fortwährend Zweige abgebend; die aus der Leber wieder austretenden zahlreichen Lebervenen münden in den jetzt ventralen Ast der Hohlvene. Man vergleiche wegen der Lage der beiden Venen auch den Querschnitt T, S. 128 (*dv* u. *vp*). Die Fig. 174 lässt weiter noch einen Unterschied gegen früher erkennen, welcher die Abgangsstelle des ventralen Astes der Hohlvene bezw. rechten Cardinalvene betrifft. Während früher (Fig. 202) dieselbe am Beginn der Zwischenzone weit vor dem Beginn der Urniere (durch *urn* angedeutet) lag, finden wir dieselbe jetzt (Fig. 174) am Anfang der Urniere. Und auf spätern Stadien verschiebt sich dieselbe noch weiter nach hinten, bis etwa zum 54. Segment, d. h. etwa bis zum hintern Leberrand. Diese Verschiebung ist bedingt durch das caudale Auswachsen der Leber, mit der sie Schritt hält und zu welcher die Vene von Anfang an dieselbe Lage gehabt hat. Man vergleiche auch die Figg. 204, 205 *dv*, 206, 207a *cv*<sub>1</sub> und *urn*, doch bringen diese Figuren, da die Venen nicht in ihrer ganzen Länge gezeichnet sind, die Verschiebung nicht so klar zur Darstellung. Damit ist die Umgestaltung der Darmdottervenen im Wesentlichen abgeschlossen. Für den unpaaren Stamm, jetzt ventralen Ast der Hohlvene, tritt nur noch die Aenderung ein, dass in Folge der Bildung der Lunge derselbe, wenn er die Leber vorn verlässt, zuerst noch ventral von der rechten Lunge und dann auf der rechten Seite am Ventrikel vorbei zum Sinus venosus zieht. Die Mündung bleibt von dem Ductus Cuvieri getrennt, wie ich für

*Hypogeophis* im Gegensatz zu den Angaben der frühern Forscher hervorheben muss.

In Bezug auf die weitere Umbildung der andern Venen möge mit dem Einfachsten begonnen werden, nämlich mit dem Schicksal derselben in der hinter der Vorniere gelegenen Region. Wie schon kurz erwähnt wurde, beginnen die Cardinalvenen bald von vorn nach hinten medialwärts zusammenzurücken, und im vordern Drittel der Zwischenzone nahe der Verbindung mit dem unpaaren Stamm der Darmdottervenen kommt es bald zur Verschmelzung, und langsam setzt sich dieser Process nach hinten fort (Fig. 202, 204—206, Taf. 19, 20). In den Figuren erscheint es, als ob derselbe nach vorn vorrücke, nicht nur nach hinten, doch wird dies nur dadurch vorgetäuscht, dass die Abgangsstelle des ventralen Astes der Hohlvene (*dv*) nach hinten verschoben wird; man vergleiche die durch *urn* bezeichnete vordere Grenze der Urnieren. Wie die Figg. 202, 206 und 206a, Taf. 18 zeigen, kann die Bildung der unpaaren Hohlvene sehr ungleichmässig erfolgen, indem streckenweise die Venen noch getrennt bleiben, während weiter hinten die Vereinigung bereits vollzogen ist. Dann ist die linke (*lcv*) nur sehr schwach, die rechte überwiegt ausserordentlich und liegt auch fast ganz medial, so dass manchmal jene kaum auffällt. Es ist auch nicht ausgeschlossen, dass sie auf diesen Strecken sich überhaupt nicht mit der rechten vereinigt, sondern atrophirt. Auch weiter vorn unterbleibt manchmal eine Verschmelzung (Fig. 246), hier aber liegt die Ursache darin, dass die Nebennieren sich zwischen die Cardinalvenen eindrängen und eine dauernde Scheidewand zwischen ihnen bilden; doch handelt es sich immer nur um sehr kurze Strecken.

Eine andere wichtige Umbildung tritt am hintern Ende des Embryos auf. Auf dem Stadium, auf welchem dieses zuletzt betrachtet wurde (Fig. 204a), floss das Blut der Caudalvene hauptsächlich in die Cardinalvenen über, nur zum kleinen Theil in die zuführenden Nierenvenen. Ein Blick auf die Figuren von ältern Stadien (Fig. 205a, 206a, 207a, Taf. 18—20) lehrt sofort, dass dieses Verhältniss sich allmählich umkehrt; und zwar erfolgt dieser Wechsel gleichzeitig mit der Ausbildung der Urnieren. Mehr und mehr nehmen die zuführenden Nierenvenen das Blut auf und werden dem entsprechend weiter, dagegen verlieren die Cardinalvenen. In der Zone, in welcher beide Venen sich von einander trennen und einander nahe liegen, werden die Quergefässe kürzer, benachbarte fließen zusammen, und so geht hier das letzte Ende der Cardinalvene allmählich in die

zuführende Nierenvene über; weiter vorn aber, wo eine Vereinigung in Folge der grössern Entfernung der beiden Venen nicht möglich ist, löst sich allmählich der Zusammenhang beider, so dass dann die zuführenden Nierenvenen allein als die Fortsetzungen der Caudalvene erscheinen (Fig. 207a *cvd* u. *onv*). Im ganzen übrigen Theil der Urniere bleiben die Quergefässe erhalten und bilden sich in Form von Verzweigungen noch stärker aus. Wie die Fig. S, a und b (*onv* u. *vc*) darstellt, geht die Hauptmenge des Blutes an der late-

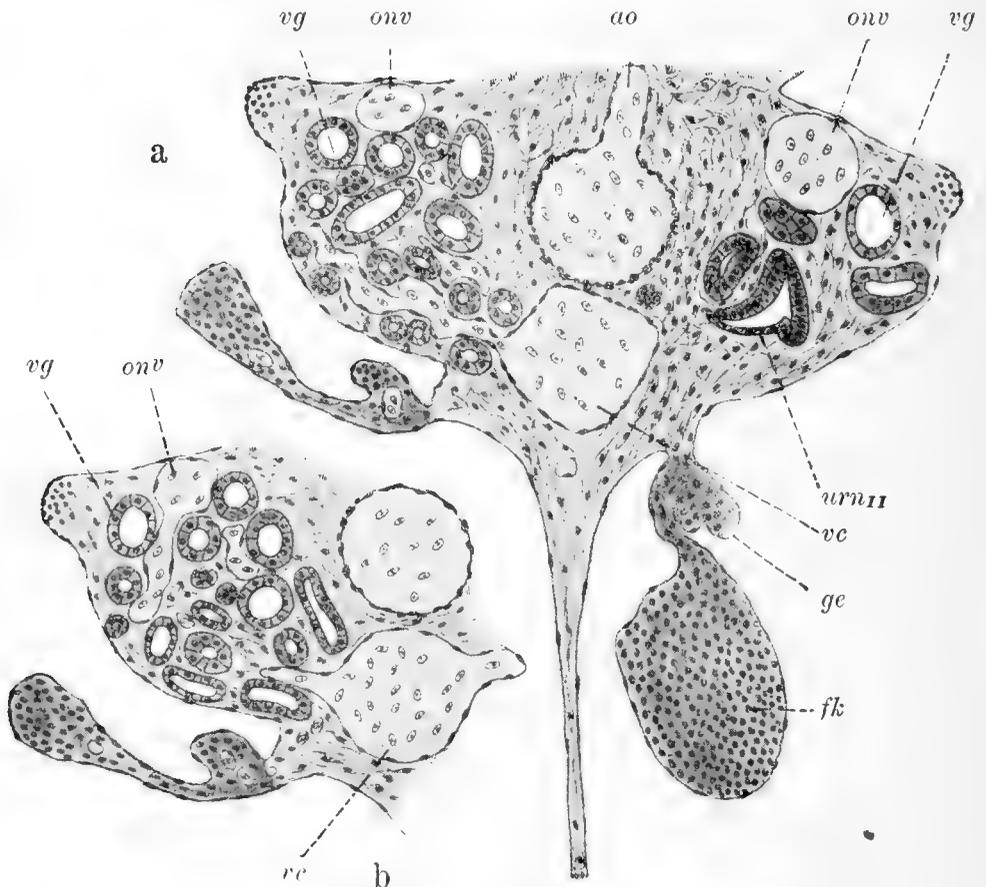


Fig. S, a u. b. Querschnitte durch die Urniere eines Embryos des Stad. 45. 116:1.

ralen Wand zur Hohlvene; ausserdem gehen viele kleine Aeste ab, welche sich zwischen die Windungen des Canälchens drängen. Kurz vor der Einmündung in die Hohlvene nimmt jedes Quergefäss das Vas efferens des Glomerulus auf. Indem später die zuführenden Nierenvenen in Folge der Umgestaltung der Cardinalvenen in der Vorniere ihren Zusammenhang mit ihnen am vordern Ende verlieren, fliesst jetzt alles aus der Caudalvene und weiter aus seitlichen Rumpfvnen kommende venöse Blut durch die zuführenden Nierenvenen und dann durch die Quergefässe in die hintere Hohlvene ab

(Fig. 206, 207 *onv*); in Fig. 205 sind die Quergefäße nicht eingezeichnet.

Die Veränderungen der Cardinalvenen im Bereich der Vorniere sind viel complicirter. Zum Verständniss der Bilder (Figg. 204—207, Taf. 19, 20, 13) möge vorausgeschickt werden, dass diese Veränderungen beginnen mit der Rückbildung der Vorniere und mit der Verschiebung derselben, der Zwischenzone und des vordern Theils der Urnieren nach hinten. Die Buchstaben *vn*, *vn* bezeichnen die Grenzen der Vorniere, *urn* den Anfang der Urnieren in den Figuren; in Fig. 206 (*vn + urn*) liegen die Vornierenreste und das Vorderende der Urnieren in demselben Bereich. Im Einzelnen sind die Vorgänge schwer zu beschreiben, zumal die Bilder etwas wechseln. Im Wesentlichen aber verlaufen sie in folgender Weise. Offenbar mit beeinflusst durch die Zusammenschiebung der Vorniere, bilden die Quergefäße in der Zwischenzone und die Aussackungen der Cardinalvenen in der Vorniere Anastomosen (Fig. 204, 205), und es bilden sich so in der ventralen Partie Längsgefäße Anfangs nur für kürzere Strecken aus, dann aber für längere. Weiter wächst die Hohlvene nach vorn etwas aus, dabei aber nicht der rechten Cardinalvene folgend, also dorsal sich wendend, sondern bleibt vielmehr ventral, indem sie mit den genannten neuen Längsgefäßen in Verbindung tritt oder, wie man auch sagen kann, indem die Längsgefäße beider Seiten mit einander sich verbinden zu einem medialen Stamm an der ventralen Seite (Fig. 205). An der Ausbildung desselben wird, wie gesagt, wahrscheinlich die Zusammenschiebung der Vornierenabschnitte und der Zwischenzone, welche nothwendig eine Annäherung der vielen Verzweigungen zur Folge haben muss, einen beträchtlichen Antheil haben. So sehen wir z. B. auf dem Querschnitt durch die Zwischenzone Fig. T jetzt in der Mitte an der ventralen Seite ein Gefäß (*vc*), den vordern Theil der Hohlvene, seitlich von diesem, aber auch noch ventral zwei andere, die Cardinalvene (*lcu* u. *rev*) und dorsal vom Vornierengang die zuführenden Nierenvenen (*onv*).

Alle diese Gefäße stehen aber an verschiedenen Stellen, welche mit der Lage der alten Querverbindungen zusammenzufallen scheinen, in continuirlicher Communication, und aus diesen Anastomosen hat sich medial zwischen den beiden Cardinalvenen ein neues, Anfangs nur wenig starkes Gefäß in directem Anschluss an das Vorderende der durch die Vereinigung der Cardinalvenen entstandenen Hohlvene gebildet (Fig. 206, 207). Der Blutstrom geht jetzt mehr und mehr in dieses neue Gefäß, aber dasselbe bleibt nur eine kurze Strecke in dem

Vornierengebiet medial, dann wendet es sich nach der rechten Seite, folgt aber nicht der rechten Cardinalvene, die dorsal vom Vornierengang liegt, sondern bleibt ventral und fließt in der neuen Bahn, welche hier durch die Anastomosen der Aussackungen der Cardinalvene sich gebildet hat, nach vorn, um im vordersten Theil, wo die letztere ja früh schon ventralwärts sich senkte, in diese überzugehen (Fig. 206). Am besten wird man die Veränderung so auffassen, dass der Strom aus dem alten, dorsal liegenden Bett der

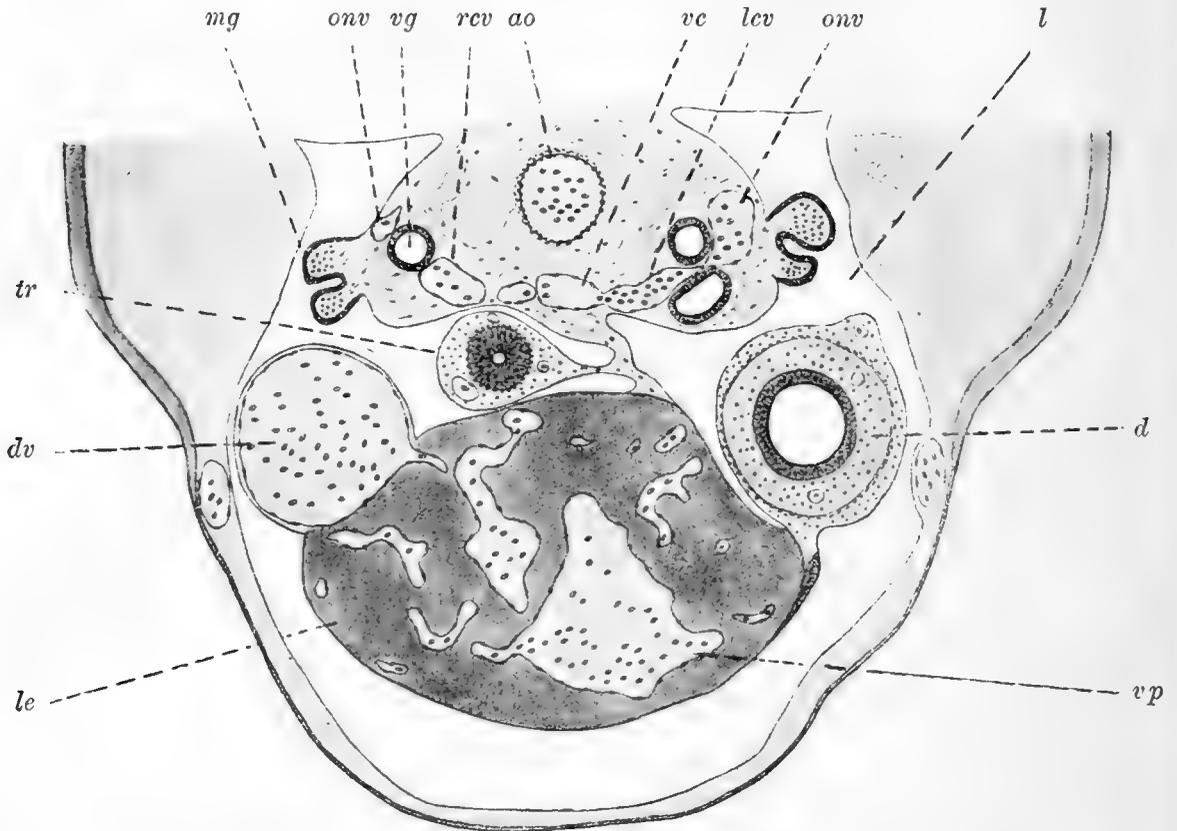


Fig. T. Querschnitt durch die Zwischenzone eines Embryos des Stad. 39. 116 : 1.

rechten Cardinalvene mit der Rückbildung und Zusammenschiebung und caudalen Verlagerung der Vorniere allmählich übergeleitet wird in ein neues Bett, welches an der ventralen Seite der Vorniere durch Vereinigung der Aussackungen unter einander sich gebildet hat. Auch dieses neue Bett gehört mithin der Cardinalvene und zum Theil auch beiden an, man kann desshalb nicht sagen, dass die rechte Cardinalvene vollständig rückgebildet wird; sie wird vielmehr nur umgebildet und verlagert. Es hat sich damit die Vermuthung HOCHSTETTER'S (88, p. 166) bestätigt, dass „die vordere Nierenvene der Gymnophionen als eine erhalten gebliebene rechte Cardinalvene

zu bezeichnen sei“. Die linke Cardinalvene dagegen bildet sich in der Vornierenregion ganz zurück. Sie wird schwächer, löst sich von der vordern Cardinalvene ab und beginnt dann mit der Vorniere mehr und mehr an Bedeutung zu verlieren. Ihre vordere Spitze rückt mit den Vornierenresten langsam nach hinten, sie verzweigt sich Anfangs in diesen noch etwas (Fig. 51, 53, Taf. 4, Fig. 123, Taf. 7, Fig. 206, Taf. 20, *lcv*), hinten bleibt sie noch mit dem medianen Längsgefäß, also der Fortsetzung der Hohlvene, in Verbindung, gegen Ende der Entwicklung des Embryos verschwindet sie ganz (Fig. 207, Taf. 13). Da sich die rechte Cardinalvene (Fig. 206 *rcv*), wenn auch in veränderter Lage und Gestalt, erhält, so geht auch die rechte Vorniere langsamer zu Grunde und wird auch nicht so rasch caudalwärts verschoben wie die linke.

Nach dieser Umbildung zeigt die Hohlvene das schon von RATHKE für das erwachsene Thier angegebene Verhalten. Sie entsteht am hintern Ende der Urniere, verläuft an der ventralen Fläche unter der Aorta zwischen den Nieren nach vorn, theilt sich auf der Höhe des Hinterrandes der Leber in 2 Aeste. Der eine erscheint als die directe Fortsetzung der Hohlvene, zieht bis zum Vorderende der Niere und dann in leichtem Bogen nach rechts zum Ductus Cuvieri, welchen derselbe mit der rechten Jugularvene bildet. Der andere Ast verlässt die Niere und zieht in der schon besprochenen Weise an der Leber entlang zum Sinus venosus. Ich werde die beiden Aeste als den dorsalen und ventralen Ast der Hohlvene unterscheiden, da eine bestimmtere Bezeichnung, wie die nachfolgenden Betrachtungen zeigen werden, schwierig ist.

Wenn wir das im Vorhergehenden gegebene Bild von der Entwicklung der behandelten hintern Körpervenien übersehen und mit demjenigen vergleichen, welches die Untersuchungen von andern Forschern, besonders von GOETTE (75, 90) und HOCHSTETTER (88, 94a), für andere Anamnier geben, so zeigt sich, dass eine völlige Uebereinstimmung mit keiner andern Form vorhanden ist, aber doch viele Punkte sich finden, in denen die Verhältnisse der Gymnophionen enge Beziehungen zu denjenigen anderer Amphibien und weiter der Selachier und Reptilien zeigen.

In Uebereinstimmung mit den genannten Forschern habe ich die an der ventralen Seite hinter der Vorniere auftretenden Gefäße als Cardinalvenen bezeichnet, da sie in ihrem Verlauf und in ihrer Lage sich ganz gleich verhalten wie diejenigen anderer Amphibien. So nehmen sie ihren Ursprung aus einer Caudalvene, ziehen dann an der ventralen Seite bis zum Vorderrand der Vorniere. In dieser

lösen sie sich nun allerdings nicht in ein Gefässnetz auf, sondern sie durchziehen die Vorniere dorsal an der lateralen Seite vollständig als continuirliche Gefässe und vereinigen sich dann mit den vordern Cardinalvenen jederseits zum Ductus Cuvieri. Eine weitere Uebereinstimmung zeigt sich darin, dass durch ihre Verschmelzung der Urnientheil der Hohlvene hervorgeht und dass sie durch Quergefässe mit den zuführenden Nierenvenen (auch JACOBSON'sche Venen genannt) in Verbindung steht (vgl. z. B. NUSSBAUM, 86). Ebenso bildet sich die linke Cardinalvene wie bei den andern Amphibien (ausser einigen Urodelen) ganz zurück. Die rechte bleibt, wenn auch modificirt, erhalten als ein ziemlich starkes Gefäss, während sie bei *Bombinator* und Urodelen, wo sie ebenfalls verschieden stark in das erwachsene Thier übergeht, in der Regel sehr schwach ist, nur ausnahmsweise, wenn der vordere Theil der Hohlvene nicht ausgebildet ist, grössere Bedeutung behält (vgl. HOCHSTETTER, 88).

Somit erscheint die Bezeichnung der beiden an der ventralen Fläche der Niere entstehenden Venen als die richtige. Wenn wir aber die Verhältnisse bei den Selachiern und Reptilien uns betrachten, so ergibt sich, dass die Cardinalvenen der Amphibien nicht denen dieser Formen gleichwerthig sein können. Denn hier verlaufen die hintern Cardinalvenen dorsal und lateral vom Harnleiter, so wie die zuführenden Nierenvenen der Amphibien. Bei den Reptilien stehen sie nach HOCHSTETTER (93, 94a) Anfangs ebenfalls nicht in Verbindung mit der Caudalvene. Diese verzweigt sich vielmehr nach vorn in 2 Gefässe, welche medial an der ventralen Seite der Niere ziehen und durch deren Vereinigung der hintere Theil der Hohlvene sich bildet. Bei den Selachiern bilden sich nach RABL (92) später zwischen den beiden Cardinalvenen Anastomosen aus, aus welchen, ventral gelegen, ein unpaares Gefäss, das Interrenalgefäss, entsteht, das also dem Urnientheil der Hohlvene der Amphibien entspricht. Die Verhältnisse sind mithin bei Selachiern und Reptilien ganz ähnliche, nur ist die Bezeichnung der Venen gerade die entgegengesetzte. Man muss sich deshalb fragen, ob dieselbe bei den Amphibien die richtige ist. Ubersieht man den Verlauf der betreffenden Gefässe bei *Hypogeophis* ohne Kenntniss der üblichen Bezeichnungen, so wird man, möchte ich glauben, nur zu dem Schluss kommen, dass die dorsal verlaufenden Gefässe, welche vom hintern Ende der Urnieren bis zum Ductus Cuvieri continuirlich verlaufen, den Cardinalvenen der Selachier und Reptilien gleichwerthig sind, dagegen die an der ventralen Fläche gelagerten, den

beiden ebenso liegenden Gefässen der Reptilien und dem Interrenalgefäss der Selachier entsprechen. Weiter scheint mir eine Erklärung der Entstehung dieser ventralen Gefässe möglich, wenn wir die Verhältnisse bei den Selachiern und diejenigen in der Vorniere bei *Hypogeophis* in Betracht ziehen. Wir könnten daraus vielleicht schliessen, dass ursprünglich die Cardinalvenen in ihrem ganzen Verlauf segmental Aussackungen für jeden Nierenabschnitt gebildet haben, so wie es in der Vorniere von *Hypogeophis* der Fall ist, dass sich erst später an der ventralen Seite durch Anastomosen 2 abführende Gefässe gebildet haben in ähnlicher Weise, wie bei den Selachiern das Interrenalgefäss noch entsteht und auch im Vornierentheil von *Hypogeophis* der dorsale Ast der Hohlvene sich bildet. Doch möge bemerkt werden, dass die Entstehung des letztern vielleicht als secundär beurtheilt werden muss. Die segmentalen Quergefässe in der ganzen hinter der Vorniere gelegenen Zone bei *Hypogeophis* würden mithin den segmentalen Aussackungen der Cardinalvenen in der Vorniere entsprechen. Auch der Theil der sog. Cardinalvene, welcher den ventralen hintern Abschnitt mit dem vordern dorsalen verbindet und am Hinterende der Vorniere gelegen ist, würde nur ein Quergefäss sein; hierfür spricht, dass dieses in dem betreffenden Segment sonst fehlen würde. Weiter möchte für diese Auffassung der Venen noch die Entstehungsweise bei *Salamandra atra* nach HOCHSTETTER (88) anzuführen sein, die verschieden ist von der bei den Batrachiern. „Während nämlich dort die Cardinalvenen an der medialen Seite der Segmentalgänge liegen, umschneiden sie hier gewissermaassen diese Gänge in ihrer ganzen Länge“ (also ähnlich wie es auch die zuführenden Nierenvenen bei *Hypogeophis* thun). Später „theilen sich die Cardinalvenen im hintern Abschnitt der Länge nach durch eine ganz dünne, dorsal vom Segmentalgang abgehende Scheidewand in zwei Abtheilungen, welche allmählich aus einander rücken, so dass der Segmentalgang zu beiden Seiten von zwei Venen begleitet wird, welche Anfangs dorsal von der Einmündungsstelle des Segmentalgangs in die Kloake aus einem gemeinschaftlichen Stamm hervorgehen und unter einander vielfach durch dorsal vom Segmentalgang gelegene, gewissermaassen Reste der frühern Umscheidung darstellende Communicationsöffnungen mit einander zusammenhängen“ (p. 162). Durch die Entwicklung der Urnierenanlagen werden die beiden so entstandenen Venen aus einander gerückt.

Dass bei Amphibien und Reptilien die ventralen Venen gewöhn-

lich früher oder gleichzeitig jetzt entstehen, nicht mehr durch Verschmelzung der Aussackungen der dorsalen, eigentlichen Cardinalvenen, dürfte vielleicht in der Ausbildung dieser ventralen Gefäße zum hintern Theil der Vena cava begründet sein.

Der andere Haupttheil des hintern Venensystems, welcher aus den Darmdottervenen hervorgeht, zeigt mehr eigenartige Verhältnisse besonders dadurch, dass hier der aus der Vereinigung der beiden Darmdottervenen hervorgehende unpaare Stamm zum ventralen Ast der Hohlvene wird. Aber auch hierfür finden sich bei andern Formen Verhältnisse, welche einen Anschluss ermöglichen. Allerdings darf man zum Vergleich nicht die Verhältnisse nehmen, welche das ausgebildete Thier von *Hypogeophis* zeigt, sondern diejenigen, welche im Embryo kurz nach der Vereinigung des unpaaren Stamms mit der rechten Cardinalvene bestehen, und zwar aus dem Grunde, weil die starke Verschiebung der Vereinigungsstelle nach hinten offenbar bedingt ist einmal durch die caudale Verlagerung der Leber, dann aber besonders durch das starke Auswachsen derselben nach hinten, also als eine secundär ausgebildete Eigenthümlichkeit der Gymnophionen zu beurtheilen ist. Auf diesem Stadium würde, wie bei andern Amphibien, der hintere Theil der Hohlvene, der sog. Urnierentheil, in ganz gleicher Weise entstehen, nämlich durch Vereinigung der beiden ventralen Venen. Der vordere Theil der Hohlvene soll bei manchen Amphibien durch freies Auswachsen des Urnierentheils entstehen (HOCHSTETTER). Auch nach CHORONSHITZKY (00) soll beim Salamander die rechte Darmdottervene rückgebildet werden. GOETTE (90) giebt aber für *Bombinator* an, dass an dessen Bildung die rechte Darmdottervene betheilig ist, dass die linke zur Pfortader wird. Das wären also ganz ähnliche Verhältnisse wie bei *Hypogeophis*; nur der allerdings nicht unbedeutende Unterschied wäre vorhanden, dass hier nicht nur die rechte Darmdottervene den vordern Theil der Hohlvene bilden würde, sondern der durch Vereinigung der linken und rechten entstandene unpaare Stamm, und weiter, dass derselbe nicht in die Leber eintritt, sondern auf der Seite derselben entlang zieht. Ob diese Unterschiede als primitiv oder aber ob sie vielleicht nachträglich in Folge der der Körperform angepassten eigenthümlichen Gestaltung der Leber entstanden sind, müssen weitere Untersuchungen, besonders auch eine solche der Entwicklung der Leber entscheiden. Wenn ich auch diesen vordern aus den Darmdottervenen hervorgegangenen Theil der Hohlvene als ihre Fortsetzung auffasse und den betreffenden bei andern Am-

phibien gleich setze, den dorsalen Ast der Vena cava dagegen der rechten Cardinalvene gleich erachte, so stellt sich doch einer entsprechenden Bezeichnung eine Schwierigkeit entgegen, welche durch die spätere Verschiebung veranlasst wird. Im erwachsenen Thier nämlich würde der hintere Theil der Hohlvene von ihrem Anfang bis zum Abgang des ventralen Astes und dieser letztere nicht der Hohlvene der andern Amphibien entsprechen, weil der Theil, welcher zwischen der Stelle, wo der ventrale Ast die Niere verlässt, und zwischen dem Vorderende derselben liegt, unbedingt auch noch zur eigentlichen Hohlvene gehört, da er ebenso wie der hintere Theil durch die Vereinigung der beiden ventralen Venen entstanden ist. Und ebenso würde die Bezeichnung „rechte Cardinalvene“ für den dorsalen Ast nicht correct sein, weil sie ausser der Cardinalvene auch noch einen Theil der eigentlichen Hohlvene umfasst. Ich halte es deshalb für besser, die Bezeichnungen „ventraler“ und „dorsaler Ast der Hohlvene“ beizubehalten. Diese caudale Verschiebung der Abgangsstelle des ventralen Astes dürfte meiner Ansicht nach auch mit die Hauptursache für die Ausbildung des dorsalen Astes, also der Erhaltung der rechten Cardinalvene gewesen sein, indem das vor jener Stelle aus dem vordern Theil der Niere in die Hohlvene gelangende Blut sonst nach rückwärts geführt werden müsste, um zum Herzen zu gelangen.

#### F. Die Entwicklung und der Bau der Nebenniere.

Ueber die Lage und Form der Nebennieren der Gymnophionen verdanken wir ebenfalls RATHKE (52) die meisten Angaben. „Die Nebennieren besaßen eine goldgelbe Farbe und waren zwar nur sehr schmal, dafür jedoch bedeutend lang. Sie reichten von dem vordern Ende der Nieren bis auf das letzte Drittel derselben. Doch bestand nur die vordere Hälfte einer jeden in einer zusammenhängenden Masse, denn ihre hintere Hälfte war in viele Stücke zerfallen, die, von einander mehr oder weniger weit entfernt, in einer Reihe auf einander folgten. Jene zusammenhängende Masse lag neben dem innern Rande der Niere, diese Stücke aber befanden sich meistens an der untern Seite der Niere und schienen, wie die Nebenniere der Frösche, gleichsam in die Substanz derselben hineingesprengt zu sein“ (p. 349).

Nach SEMON (91) soll der nicht nervöse Theil der Nebenniere durch Umwandlung des „MALPIGHI'schen Körpers der Vorniere“ welche seiner Ansicht nach als ein abgeschnürter Theil der Leibes-

höhle aufgefasst werden muss, entstehen und, da derselbe sich auch in der ganzen Urnierenregion anlegt, nicht nur im Gebiet der Vorniere, sondern auch in dem hintern Körperabschnitt. Weiter sollen die Anlagen von Anfang an durch Zellenstränge, „Nebennierenstränge“, mit den Urnierenanlagen verbunden sein. Von der Entwicklung des nervösen Theils hat er nichts gesehen.

Während ich die Angaben RATHKE's im Wesentlichen nur bestätigen kann, muss ich diejenigen SEMON's über die Entwicklung der Organe für falsch erklären. Dass der „MALPIGHI'sche Körper der Vorniere“ in der von SEMON beschriebenen Form nicht existirt und sich nicht in der von ihm vermutheten Weise entwickelt, ist bereits ausführlich gezeigt worden. Dass die Vornierenkammern sich nicht in Nebenniere umwandeln können, geht schon daraus hervor, dass die erstern bei *Hypogeophis* auf den Stadien der Rückbildung eine grosse Strecke vor dem Vorderende der schon lange gebildeten Nebenniere liegen und hier allmählich völlig sich zurückbilden. Und nicht besser steht es mit den Beziehungen der Anlagen zu der Urnieren. In Bezug auf seine Figuren möge bemerkt werden, dass auf den figg. 9—13 vielleicht die „als Anlagen der Nebenniere“ bezeichneten Bildungen diese Bedeutung haben, dagegen glaube ich nicht, dass die Zellenstränge, welche in fig. 20 über und unter den Vornierenkammern liegen und als Nebenniere bezeichnet sind, wirklich Nebenniere darstellen, und auf fig. 52b sind die als „Nebenniere“ genannten Theile sicher die Reste der Vorniere, zum Theil sind sogar die Canälchen noch deutlich erkennbar, und auch die vielen Blutgefässe sprechen dafür, da sie sicher nicht in der Nebenniere in so grosser Zahl entwickelt sind.

Betrachten wir zunächst die Entwicklung des nicht nervösen Theils der Nebenniere. Bei Embryonen von den Stad. 22—25, also noch vor Beendigung der Segmentirung und nach vollständiger Ausbildung der Vorniere, bemerkt man in den Segmenten der Zwischenzone gleich hinter der Vorniere, zwischen den Cardinalvenen und dem Mesenterium, eine paarige Wucherung des Peritonealepithels (Fig. 124, Taf. 7, *nn*). Die Zellen sind etwas grösser als die benachbarten des Epithels, sie erinnern manchmal etwas an junge Keimzellen, doch daraus eine nähere Beziehung zu dieser abzuleiten, erscheint mir zu unsicher, weil Zellen, welche in lebhafter Theilung sich befinden, oft ein solchen Zellen ähnliches Aussehen gewinnen können. Einzelne Zellen werden höher, rücken aus dem Verband, bleiben aber der Stelle eng anliegen; es bildet sich so eine halbkuglige Wucherung

(Fig. 124—127 *nn*), welche sich durch die enge Gruppierung der Zellen wie durch deren Grösse und das vacuolenarme Protoplasma vom Bindegewebe scharf absetzen. Wie die Figuren erkennen lassen, besteht auch nicht die geringste Beziehung zwischen diesen Wucherungen und den Nephrotomen (*n*), welche in der Rückbildung begriffen sind; sie sind durch Bindegewebe von einander getrennt. Ebenso haben die Anlagen in der Zwischenzone keine Beziehungen zu den Genitalorganen, da diese sich hier nicht entwickeln, weiter hinten liegen beide zwar eng neben einander, die Anlagen der letztern lateral von denen der Nebenniere, aber ich habe keine sichern Anzeichen gefunden, welche auf genetische Beziehungen zu einander schliessen liessen. Die geschilderten Wucherungen treten etwas ungleichmässig in den einzelnen Segmenten auf, die einen können etwas weiter als die andern entwickelt sein. Sie lösen sich dann vom Epithel völlig ab — vereinzelt mögen noch kleine Nachschübe (Fig. 128, Taf. 8, *nn*) vorkommen — und bilden dann einen abgerundeten, länglichen Haufen. Sie sind Anfangs segmental angeordnet, wie die Fig. 186, Taf. 14 (*nn*) lehrt. Aber diese Anordnung der Anlagen währt, ebenso wie bei Selachiern (VAN WIJHE, 89), nur kurze Zeit. Nach RABL (96) sollen die Anlagen bei Selachiern allerdings nicht segmentirt sein. Anfangs liegen sie nahe ihrer Ursprungsstelle, rücken dann aber von vorn nach hinten medialwärts zusammen (Fig. 186 bis 188, Taf. 14 u. 16, *nn*), und ausserdem werden sie offenbar durch die Cardinalvenen, welche einander sich nähern, dorsalwärts verlagert. Sie kommen auf diese Weise an die dorsale Seite der Venen und zwar in den Winkel zwischen Aorta und Vene (Fig. 129—131, Taf. 8, *nn*). Später, nach der Vereinigung der beiden Venen, liegen sie natürlich auf jeder Seite der dorsalen Wand der Hohlvene an (Fig. 132, 141 *nn*).

Derartige Wucherungen der Wand der Leibeshöhle entstehen nun mit fortschreitender Segmentirung des Embryos bis zum hintern Ende, jeden Falls soweit Urnieren sich bilden, also bis kurz vor der Kloake.

Ehe wir die weitem Veränderungen des nicht nervösen Theils verfolgen, möge die Entwicklung des nervösen dargestellt werden. Sie beginnt zeitlich viel später, verschieden natürlich je nach dem Abschnitt des Körpers. Am frühesten habe ich die Anlage bemerkt im Stad. 34. Vom sympathischen Ganglion löst sich eine Gruppe von Zellen ab, welche allmählich ventralwärts wandert, und zwar an der Seite der Aorta entlang gegen den nicht nervösen Theil der Nebenniere. Wegen ihrer Grösse, ihres dichten, feinkörnigen Plasmas,

ihres grossen Kerns und ihrer starken Färbbarkeit sind sie ohne Mühe im Bindegewebe zu erkennen (Fig. 129—131 *syz*). Gewöhnlich ordnen sie sich beim Herabwandern in einer oder zwei Reihen an. Sie legen sich ausser im vordern Abschnitt durchweg auf der medialen Seite dem andern Theil der Nebenniere an (Fig. 131, 133, 134 *syz*). Die Zahl scheint manchmal zu wechseln, manchmal beobachtet man auch, dass nicht alle Zellen dem nicht nervösen Theil sich beigesellt haben, sondern ein Theil an der dorsalen Seite der Nieren liegen geblieben ist, also wie die Suprarenalorgane der Selachier. In einzelnen Fällen waren die sympathischen Zellen der Nebenniere durch einen continuirlichen Strang von hinter einander gereihten Zellen mit dem sympathischen Ganglion verbunden (Fig. 132 *syz*), doch habe ich derartiges nur vereinzelt beobachtet. In der Regel war keine Beziehung zwischen den beiden zu erkennen.

Somit ergibt sich für die Entstehung der Nebennieren folgendes Resultat. Sie entsteht aus zwei verschiedenen Anlagen, aus dem nicht nervösen und dem nervösen Theil. Der erstere bildet sich aus paarigen, segmental angeordneten Wucherungen des Peritoneal-epithels nahe dem Mesenterium lateral von den Nephrotomen und im grössten Theil des Körpers lateral von den Anlagen der Genitalorgane. Der nervöse Theil entsteht durch Absonderung von Zellen vom sympathischen Ganglion, welche ventralwärts wandern und sich dem andern anlagern. Beide Theile sind also segmentale paarige Bildungen. Meine Untersuchung hat mithin ganz dasselbe Resultat ergeben, welches diejenigen von VAN WIJHE (89) und C. RABL (96) für Selachier, SRDÍNKO (00) für Anuren, MIHALCOVICZ (85) für Reptilien, JANOŠIK (83) für Vögel und FUSARI (92) und MIHALCOVICZ (85) für Säugethiere gehabt haben. Für irgend einen Zusammenhang mit den Theilen der Vorniere oder Urnieren (SEMON, 91; H. RABL, 99, und AICHEL, 00) hat meine Untersuchung nicht den geringsten Anhalt gegeben. Ich schliesse mich auch vollständig der von den meisten Forschern vertretenen Ansicht an, dass die fertige Nebenniere aus zwei genetisch ungleichwerthigen Theilen zusammengesetzt ist, welche bei den Selachiern getrennt, bei den übrigen Formen aber mehr oder weniger eng mit einander verbunden sind.

Das Bild, welches das zuletzt betrachtete Stadium von der Nebenniere zeigte, erfährt im vordern Abschnitt noch eine bedeutendere Umgestaltung, die zum grössten Theil auch wieder auf die starke Verschiebung der ventralen Organe in jener Zone zurück-

zuföhren sein dürfte. Einmal bemerkt man, wie schon erwähnt wurde, dass die Nebennierenanlagen vorn medialwärts zusammenrücken (Fig. 65 *m*, Fig. 188—193, Taf. 12, 15—17, 19); sie lagern sich dann eng an einander. Weiter aber werden die Zellenhaufen nach hinten zusammengeschoben, wobei vielleicht auch ein actives Aneinanderlagern stattfinden mag. So findet man bald längliche, bedeutend grössere Ballen (Fig. 191—192 *m*), welche auf beiden Seiten verschieden gross sind. Wie die Reconstructionen aus Längsschnitten (Fig. 183—185, Taf. 15 u. 16) besser zeigen, werden die einzelnen Haufen nicht nur an einander geschoben, sondern auch über und in einander geballt, und wenn dieser Process derart fortgeschritten ist, dass die Vornierenreste im Bereich der Urniere liegen, die Zwischenzone also verschwunden ist, so findet man das vordere Ende der Nebenniere, welches jetzt ebenfalls kurz vor dem Vorderende der Urniere liegt, sogar abwärts umgebogen (Fig. 185). Während der Zusammenschiebung kann es vorkommen, dass kleine Haufen isolirt liegen bleiben, z. B. Fig. 191. Ob dieselben zu Grunde gehen oder später den andern noch angelagert werden, kann ich nicht entscheiden; das letztere ist mir wahrscheinlicher. Man findet schliesslich vorn dort, wo der dorsale Ast der Hohlvene (*vc*) etwas dorsalwärts sich wendet, einen zusammenhängenden, scheinbar unpaaren, länglichen und sehr verschieden breiten Haufen. Der grösste Theil liegt an der dorsalen Seite der Vene, die Spitze biegt aber auch nach der ventralen Seite um, doch auch etwas weiter hinten findet man isolirte Haufen der ventralen Seite (z. B. Fig. 184, 185), zuweilen trifft man auch die Vene für kurze Strecken paarig und zwischen beiden Nebennieren, z. B. Fig. 139, 183, 206 (*vc*). Dies erklärt sich leicht in der Weise, dass die Haufen der Nebenniere sich median neben und über einander gelagert haben, bevor die beiden Venen mit einander verschmolzen waren, daher unterblieb deren Vereinigung.

Weiter caudalwärts von der vordern continuirlichen Masse trifft man in verschiedenen Abständen kleinere, längliche Haufen noch unregelmässig gelagert, und erst im Beginn der Genitalregion wird das Bild regelmässiger; die Haufen zeigen sich hier deutlich paarig, liegen auch etwas von einander entfernt und sind streng segmental angeordnet wie bei ihrer Anlage.

Dem entsprechend ist auch das mikroskopische Bild der ausgebildeten Nebennieren verschieden, je nachdem man Schnitte aus dem vordern oder hintern Abschnitt vor sich hat. Man vergleiche

Fig. 138—140, Taf. 8, welche Schnitte durch den vordersten, mit Fig. 135, welche einen durch den etwas mehr caudalwärts liegenden, und mit Fig. 141, welche einen durch den hintern Theil wiedergiebt. Da vorn die Haufen über und neben einander geschoben sind, so trifft man hier die Durchschnitte von 3—5 Ballen oder Strängen (Fig. 138, 139), welche durch geringes Bindegewebe von einander getrennt sind, manchmal, wenn dünnere Partien getroffen sind, hat man auch nur einen unpaaren dicken Strang vor sich (Fig. 140); in andern Fällen tritt auch die paarige Natur noch klar hervor (Fig. 135, 137). Im vordern Abschnitt liegen die nicht nervösen Theile stets zusammen, auch wenn mehrere Haufen an einander grenzen, die sympathischen Zellen dagegen liegen peripher entweder nur auf der dorsalen (Fig. 138 *syz*) oder auch auf den andern Seiten (Fig. 139, 140), manchmal findet man nur wenige (Fig. 138), manchmal grössere Gruppen (Fig. 136 u. 137), besonders am vordern Ende bilden sie einen stärkern Beleg. Die nicht nervösen Zellen sind durch ihr helles, vacuolisirtes Protoplasma, ihren sich stark färbenden, oft auch unregelmässig geformten Kern und ihre wenig scharf hervortretende Abgrenzung gegen einander ausgezeichnet; die sympathischen Zellen fallen auf Chromsäurepräparaten schon bei schwacher Vergrösserung durch die bekannte braune Färbung auf, weiter sind sie lockerer angeordnet, haben grössere Kerne und dichtes, feinkörniges Protoplasma.

Ganz anders ist das Bild im hintern Theil (Fig. 141). Abgesehen von der paarigen und segmentalen Anordnung ist weiter noch die ziemlich gleiche Grösse der Haufen und die verschiedene Lage der beiden Zellarten zu einander hervorzuheben. Während im vordern Theil die sympathischen Zellen die Rinde bildeten, die andern das Mark, liegen hier jene medial, diese lateral. Diese Verschiedenheit erklärt sich dadurch, dass vorn die nicht nervösen Theile sich bereits zusammenlagern, bevor die sympathischen Zellen herabgewandert sind, diese können sich also nur peripher lagern; anders dagegen hinten, wo die paarigen Anlagen von einander getrennt bleiben.

Die Angaben SEMON's über den Bau der Nebenniere sind, soweit die Lage der Zellen in Betracht kommt, richtig, sie beziehen sich aber vorzugsweise auf den vordern Theil des Organs. Die segmentale Anordnung der Theile im hintern, grössten Abschnitt hat er nicht erkannt. Weiter habe ich bei *Hypogeophis* niemals venöse Gefässe zwischen die einzelnen Ballen in die Nebenniere ein-

treten gesehen, sie lagen nur der Vena cava an. Ebenso habe ich auch keine Hohlräume in den Ballen angetroffen.

### G. Die Entwicklung des MÜLLER'schen Ganges.

Die frühern Angaben, dass der MÜLLER'sche Gang bei den Amphibien sich ebenso wie bei den Selachiern durch Abspaltung vom Vornierengang bildet, sind zwar durch die Untersuchungen von SEMON (91), McBRIDE (92), GEMMILL (97), JUNGENSEN (93a) und G. WILSON (97) als nicht zutreffend nachgewiesen, aber die Forscher stimmen nicht in allen Punkten überein. Alle geben an, dass der vorderste Theil, die Tube, durch Verdickung und Einfaltung des Peritonealepithels entsteht, dagegen lauten die Angaben verschieden darüber, ob und wie weit dasselbe auch an der weitem Bildung des Ganges theilhaftig ist. Nach McBRIDE soll der Gang in seiner ganzen Länge aus dem Peritonealepithel hervorgehen und zwar ungleich rasch in verschiedenen Theilen, nach WILSON soll ebenfalls dasselbe theilhaftig sein, und auch SEMON scheint für *Ichthyophis* dies anzunehmen. Er sagt p. 34: „Nach unten schliesst sich die Einfaltung“ [aus welcher das Ostium abdominale hervorgeht] „durch Aneinanderlegen der Ränder der Falte zu einem zunächst noch kurzen Canal, der abwärts in einen ganz unregelmässig gebauten Peritonealwulst verläuft“, und etwas vorher spricht er von der „Peritonealfalte“, aus der sich auch im Bereich der Urniere der MÜLLER'sche Gang bildet. GEMMILL und JUNGENSEN, letzterer allerdings nicht für alle Formen, geben dagegen an, dass das Peritonealepithel an der weitem Ausbildung des Ganges nicht theilhaftig ist, dieser vielmehr selbständig nach hinten auswächst. Diese letzte Angabe kann ich vollständig bestätigen.

Die ersten Anfänge der Bildung des Ganges trifft man bei *Hypogeophis* auf dem Stad. 33, auf welchem die Vorniere functionirt. Das Epithel der Leibeshöhle ist auf der lateralen Seite in dem der Cardinalvene (*rev*) und dem Vornierengang (*vg*) benachbarten Theil (Fig. 142, Taf. 8, *t*) erhöht. Diese Differenzirung erstreckt sich bald fast über die ganze vordere Hälfte der lateralen Wand der Vorniere. steht aber mit den ventral liegenden äussern Peritonealtrichtern in keinem Zusammenhang. Etwas später treten ventral und dorsal an dieser Fläche leistenförmige Erhöhungen auf, die manchmal besonders ganz vorn und hinten etwas, die dorsalen ventralwärts (Fig. 143a), die ventralen dorsalwärts (Fig. 143c), sich einkrümmen. Zwischen beiden ist das Epithel unverändert (Fig. 143b *t*). Dann

bilden sich solche auch in der mittlern Partie, die Anfangs isolirten Falten verbinden sich mehr und mehr unter gleichzeitigem stärkern Wachsthum unter einander. Auf dem Stad. 38 tritt die Form der Tube bereits deutlich hervor. Die dorsale, ventralwärts eingekrümmte Falte (Fig. 144a, Taf. 9, *t*) beginnt früher als die ventrale (Fig. 144b). Vorn ist die Tubenanlage offen, indem hier das Cylinderepithel allmählich in das flache Epithel der Leibeshöhle verstreicht. Nach hinten zu treten wieder secundäre Falten besonders in der dorsalen auf (Fig. 144b), und die vorspringenden Ränder neigen sich mehr und mehr zusammen und schliessen sich ganz zu einem Rohr. In die Falten dringt Mesenchym ein. Das Rohr beginnt nun langsam nach hinten auszuwachsen (Fig. 144d), ein Lumen ist kaum erkennbar, doch sind die cylinderförmigen Zellen radiär angeordnet. Der Canal endet blind. Weiter caudalwärts erkennt man zwar noch erhöhtes Epithel, auch, wenn auch unregelmässig, scheinbare Anfänge von einer Faltenbildung, so dass der Anschein erweckt wird, als ob das Peritonealepithel in ähnlicher Weise wie zur Bildung der Tube sich rinnenförmig einsenke (Fig. 144e u. 144f). In solcher Ansicht können auch Längsschnitte bestärken, z. B. Fig. 145. Der Schnitt ist etwas schief geführt, um die Beziehungen zum Peritonealepithel besser zu übersehen. Von der Tube (*t*), deren gefaltete Ränder deutlich hervortreten, zieht der Gang, dessen Lumen vorn schon bedeutend ist, nach hinten sich verengt, caudalwärts und scheint mit der Spitze in der Wand der Leibeshöhle (*s*) zu enden. Es scheint, als ob das Ende aus diesem herauswuchere. Indessen ist eine Betheiligung desselben an der Bildung des Ganges ganz auszuschliessen, wie Querschnitte lehren. Fig. 146a (Stad. 39) hat das hinterste Ende des Ganges getroffen, die zwei Zellen, welche dasselbe bilden, unterscheiden sich durch ihre Grösse von den umliegenden Bindegewebszellen wie von den Zellen des Peritonealepithels. Gleich hinter dem Ende trifft man derartige grosse Zellen nicht mehr (Fig. 146b). Ist aber hier vielleicht noch nicht die Möglichkeit auszuschliessen, dass Zellen des Peritonealepithels oder Mesenchymzellen sich dem Ende des Ganges anfügen und dann an Grösse zunehmen und den Charakter von solchen des Ganges annehmen, so wird diese Frage doch völlig im verneinenden Sinne entschieden, wenn man etwas ältere Stadien, z. B. Stad. 45, untersucht. Hier sind nämlich die Mesenchymzellen bedeutend kleiner geworden, und ebenso hat sich das Peritonealepithel abgeflacht, dagegen haben die Zellen des Ganges am hintern Ende ihre frühere Grösse behalten,

und so tritt der Unterschied der Zellen sehr deutlich hervor. Auf dem Schnitt Fig. 147a sind wieder die letzten Zellen des Ganges getroffen (*mg*), Fig. 147b zeigt einen gleich nachher folgenden Schnitt, und es geht daraus wohl klar hervor, dass der Gang nur selbständig nach hinten auswächst. Er erreicht die Kloake und öffnet sich in dieselbe erst am Ende der Embryonalentwicklung. Die Zellen der Tube differenzieren sich weiter, indem sie flacher werden, nur die innern Wände, welche in den Gang übergehen, behalten ihr Cylinder-epithel (Fig. 148 *t*).

Ebenso wie die andern Organe des vordern Abschnitts des Körpers wird auch die Tube aus ihrer Anfangs weit vorn befindlichen Lage mit dem Beginn der Rückbildung der Vorniere und der Verschiebung nach hinten geführt, und man findet sie schliesslich am Anfang der Urniere.

#### H. Vorniere und Urniere.

In diesem letzten Capitel sollen die Ergebnisse der vorliegenden Untersuchung, soweit sie sich auf die Excretionsorgane beziehen, kurz zusammengefasst und für die Lösung der Frage, in welchen Beziehungen stehen Vorniere und Urniere zu einander, verwerthet werden. Da in dem bekannten Referat von RÜCKERT (92) sowie in den Arbeiten von FELIX (97), HATTA (00) u. A. die frühern Untersuchungen ausführlich besprochen sind, so werde ich mich darauf beschränken, nur diejenigen Arbeiten und Ergebnisse derselben in die Betrachtung zu ziehen, welche für die hier behandelten Fragen wichtig sind, und ich werde hauptsächlich die Anamnier berücksichtigen, da diese für die Entscheidung der obigen Frage jeden Falls in erster Linie maassgebend sind.

Die vorliegende Untersuchung hat für *Hypogeophis* in Bezug auf den Bau und die Entwicklung der beiden Excretionsorgane folgende Resultate ergeben :

1) Vorniere. Die Vorniere besteht jederseits aus 8—12 Abschnitten, welche segmental angeordnet sind und zwar sich über die Segmente 4—15 erstrecken. Die Abschnitte sind von einander völlig getrennt, nur haben sie einen gemeinsamen Ausführungsgang, den Vornierengang, welcher vom 4. Segment bis zum 105. reicht und hier in die Kloake einmündet. Jeder Abschnitt setzt sich aus drei Theilen zusammen, nämlich aus der Vornierenkammer, aus dem Canälchen und aus dem Peritonealcanal. Der letztere verbindet die Leibeshöhle mit der Kammer und mündet an der ventralen Wand

ein, die äussere und innere Oeffnung sind trichterförmig gestaltet, die erstere ist der äussere, die letztere der innere Peritonealtrichter. Das Canälchen, welches von der lateralen Wand der Kammer ausgeht, beginnt ebenfalls mit einem Trichter, dem Nephrotomaltrichter. Dieser und der innere Peritonealtrichter können von einander getrennt sein, oder, wie es gewöhnlich der Fall ist, sie vereinigen sich zu einem gemeinsamen Trichter, so dass der Anschein erweckt wird, als ob der Peritonealcanal vom Canälchen in kurzer Entfernung von der Kammer entspringe. Hauptsächlich an der vordern und medialen Wand der Kammer bildet ein Spross der Aorta, das Vas efferens, ein Gefässnetz, den Glomerulus, welcher die Wände unregelmässig und verschieden stark in das Lumen einbuchtet und aus welchem ein Vas efferens abführt, das in die Verzweigungen der Cardinalvene einmündet. Diese verläuft in der Vorniere an der lateralen Seite und dorsal vom Vornierengang und entsendet segmental zu jedem Vornierenabschnitt je einen Spross, welcher zwischen den Canälchen ein Geflecht bildet. Die Kammer plus dem Glomerulus bildet den MALPIGHI'schen Körper eines Vornierenabschnitts.

Die Kammer ist hervorgegangen aus dem Anfangs lateral, später ventral gelegenen Theil des Urwirbels, dem Nephrotom, welches sich erweitert und vom Scleromyotom und von der Leibeshöhle abschnürt. Die Verbindung mit letzterer wird aber nur selten ganz gelöst; das 1. Nephrotom bleibt dauernd mit ihr in breiter Verbindung, die folgenden zuweilen ebenfalls, gewöhnlich aber tritt eine allerdings nur kurze Zeit dauernde Unterbrechung der Verbindung ein, und fast durchweg kommt es nicht zu einer völligen Trennung der benachbarten Wände, sondern beide bleiben in einem mehr oder weniger stark ausgebildeten Contact. An dieser Stelle, welche in der ventralen Wand nahe ihrem Rande gelegen ist, entsteht der Peritonealcanal. Aus der lateralen Wand des Nephrotoms entsteht als ein Divertikel das Canälchen. Peritonealcanal und Canälchen sind von einander völlig unabhängige Bildungen. Die ersten drei Canälchen bilden durch die Verschmelzung ihrer distalen Enden den Vornierengang. Derselbe wächst dann selbständig ohne Beteiligung des Ektoderms und des Mesoderms zwischen beiden Schichten frei nach hinten aus und mündet in die Kloake. Die hintern Canälchen gewinnen selbständig ihre Verbindung mit dem fertigen Gang.

2) Die Urnieren. Die Urnieren erstreckt sich Anfangs vom 24. Segment bis zum 100., d. h. bis zum 4. vor dem Ende des

Ganges. Später bilden sich die 6 vordersten Anlagen vollständig zurück. Jederseits besteht die Urniere aus segmental angeordneten Abschnitten; dieselben sind ausser in den letzten Segmenten vollständig von einander getrennt, nur der Ausführungsgang, der Vornierengang, ist gemeinsam. Jeder Abschnitt setzt sich aus drei Theilen zusammen, nämlich aus der BOWMAN'schen Kapsel, aus dem Canälchen und aus dem Peritonealcanal. Der letztere verbindet die Leibeshöhle mit der Kapsel, seine äussere Mündung ist der äussere, seine innere ist der innere Peritonealtrichter. Nur die letzten 8—10 Abschnitte haben gewöhnlich keine äussern Trichter. Auch das Canälchen, welches von der lateralen Wand der Kapsel ausgeht, beginnt mit einem Trichter, dem Nephrotomaltrichter. Dieser und der innere Peritonealtrichter vereinigen sich gewöhnlich zu einem gemeinsamen Trichter, so dass der Strom von der Leibeshöhle direct in das Canälchen übergeleitet wird. Die dorsale Wand der Kapsel ist gegen die ventrale eingebuchtet, und in dieser Höhle bildet ein Spross der Aorta, das Vas afferens, einen Gefässknäuel, den Glomerulus, aus welchem ein kurzes Vas efferens nahe der Eintrittsstelle des erstern wieder herausführt und sich mit dem Quergefäss der zuführenden Nierenvene<sup>1)</sup> nahe ihrer Einmündung in die Hohlvene verbindet. Die Kapsel plus dem Glomerulus bildet den MALPIGHI'schen Körper eines Urnierenabschnitts. Die zuführende Nierenvene verläuft an der lateralen Seite dorsal vom Gang und entsendet segmental ein Quergefäss zur Vena cava, welches sich zwischen den Windungen des Canälchens verzweigt.

Die Kapsel entsteht aus dem ventralen Theil des Urwirbels, dem Nephrotom, welches sich erweitert und vom Scleromyotom und der Regel auch vollständig von der Leibeshöhle abschnürt. An der Stelle der ehemaligen Peritonealverbindung entsteht der Peritonealcanal als Divertikel des Nephrotoms aus der ventralen Wand. Aus der lateralen Wand entsteht als Divertikel das Canälchen. Die primären Canälchen gewinnen selbständig ihre Verbindung mit dem Vornierengang. Der Anfangs vorhandene, streng segmentale Bau der Urniere wird secundär durch die Ausbildung von secundären, tertiären u. s. w. Abschnitten verwischt. Diese entstehen durch einen Knospungsvorgang, jeder aus dem Nephrotom des vorhergehenden. Die neuen Abschnitte zeigen im Wesentlichen dieselbe Ausbildung und denselben Bau wie die primären, nur mit dem

---

1) Richtiger vielleicht als Cardinalvene zu bezeichnen; vergl. Cap. E.

Unterschied, dass sie sich nicht direct mit dem Gang verbinden, sondern mit Ausbuchtungen desselben, von denen diejenigen, welche das secundäre Canälchen aufnehmen, vom Gang selbst entstehen, die folgenden immer von derjenigen Ausbuchtung, mit deren distalem Ende das vorhergehende Canälchen sich verbunden hat, und weiter, dass die Peritonealcanäle sich mit denen der ältern Abschnitte verbinden können und die Bildung eines äussern Peritonealtrichters unterbleiben kann. Da diese später sich bildenden Urnierenabschnitte für die Entscheidung der Frage, welche Beziehungen zwischen den beiden Excretionsorganen bestehen, nicht in Betracht kommen, so brauchen sie nicht weiter berücksichtigt zu werden.

Aus dieser kurzen Zusammenfassung der Resultate der Untersuchung in Bezug auf den Bau und die Entwicklung der Vorniere und Urnieren von *Hypogeophis* ergibt sich, dass die beiden Excretionsorgane eine bis auf wenige Punkte ganz ausserordentliche Uebereinstimmung zeigen. Diese Punkte scheinen mir aber nicht die Bedeutung zu haben, um die Uebereinstimmung verwischen oder auch nur abschwächen zu können und eine Auffassung darauf zu begründen, welche in beiden Organen völlig von einander unabhängige Bildungen sieht.

Solche Punkte sind: 1) Die Form des MALPIGHI'schen Körperchens der Vorniere und Urnieren. Die Unterschiede betreffen nicht die wesentlichen Verhältnisse, die Gefässversorgung, die Lage des Glomerulus, die Beziehungen der Kapsel, bzw. Kammer zum Canälchen und zum Peritonealcanal, die Entstehung derselben, sondern nur den Grad und die Form der Einbuchtung, welche der Glomerulus bildet. Dass dieser Unterschied ohne Bedeutung ist, lehrt das MALPIGHI'sche Körperchen der Vorniere von *Lepidosteus*, welche genau so geformt ist wie ein solches der Urnieren und deshalb auch schon von BALFOUR u. PARKER (82) mit diesem verglichen wurde.

2) Die verschieden hohe Differenzirung des Canälchens, indem dasjenige der Urnieren länger ist und auch noch 2 Stücke mehr besitzt als das der Vorniere. Da im Uebrigen aber der Bau sogar bis auf histologische Einzelheiten übereinstimmt, auch die Entstehungsweise bei beiden dieselbe ist, so dürfte diesem Punkt, welcher sich durch die höhere Differenzirung der Urnieren als des Organs des erwachsenen Thiers erklärt, ebenfalls keine grössere Bedeutung beizumessen sein.

3) Die Beziehungen der Canälchen zum Vornierengang, indem an dessen Bildung allein Vornierencanälchen betheilig sind, nicht Urnierencanälchen. Dieser Unterschied wird dadurch bedeutungslos, dass auch die meisten Vornierencanälchen sich genau so verhalten wie alle primären Urnierencanälchen.

4) Die verschieden zeitige Ausbildung des Nephrotoms und seiner Theile. Bei der Vorniere entsteht das Canälchen bereits, wenn das Nephrotom erst in Entwicklung und noch in vollem Zusammenhang mit dem Scleromyotom und der Leibeshöhle ist, bei der Urniere entsteht das Canälchen erst nach der Trennung des Nephrotoms von jenen benachbarten Theilen. Die Untersuchung hat aber gezeigt, dass zwischen diesen Extremen sich alle Uebergänge finden, dass, je weiter nach hinten, die Anlage des Canälchens und des Peritonealcanals sich verspätet. Ebenso lehrt ein Verfolgen der Vorgänge, dass auch der nicht völlige Abschluss des Vornierennephrotoms von der Leibeshöhle und die völlige Trennung des Urnierennephrotoms von derselben nicht auf das eine oder andere Organ beschränkt sind, sondern vielmehr in beiden vorkommen können.

5) Die verschiedene Lage des Divertikels, aus welchem das Canälchen entsteht, indem das der Vorniere der lateralen Wand allein angehört, das der Urniere der lateralen und auch der dorsalen Wand scheint zugerechnet werden zu müssen. Ich habe im speciellen Theil schon dargelegt, dass dieser Unterschied nur ein scheinbarer ist, dass er bedingt ist durch die etwas verschiedene Lage des Nephrotoms zum Vornierengang und durch das dadurch veranlasste Auswachsen des Canälchens nach verschiedenen Richtungen. Beide Canälchen gehen nur aus der lateralen Wand hervor.

Alle diese Unterschiede verdienen meiner Ansicht nach keine höhere Bewerthung als diejenigen, welche sich hinsichtlich der Verbindung mit dem Vornierengang und unter einander zwischen den primären, secundären u. s. w. Urnierenabschnitten finden. Wären sie nicht vorhanden, so könnte man nicht mehr von einer Vorniere und Urniere reden. Jeden Falls wiegen sie leicht, wenn man die Punkte erwägt, in welchen beide Organe sich völlig gleich verhalten, so die gleiche Herkunft der Kammer und Kapsel aus demselben Theil des Urwirbels, die gleiche Anlage des Canälchens und des Peritonealcanals, die gleiche Ausbildung der Theile und die gleichen Beziehungen zum Blutgefässsystem.

Drängt diese ausserordentliche Uebereinstimmung der beiden Excretionsorgane in der Entwicklung und im Bau schon zu dem Schluss, dass dieselben serial homologe oder homodyname Abschnitte eines und desselben Systems sind, so wird man darin bestärkt, wenn man erkennt, dass auch die Segmente, welche zwischen der Vorniere und Urnieren vorhanden sind, dieselben in keinen Gegensatz bringen, sondern beide mit einander verbinden, eine Discontinuität also nicht vorhanden ist. In ununterbrochener Folge von vorn nach hinten allmählich in die Region der Urnieren fortschreitend, spielen sich in der Zwischenzone ganz dieselben Prozesse ab, welche in den vorhergehenden und folgenden Segmenten zur Anlage von Nierenabschnitten führen. Es bilden sich auch hier Nephrotome aus. Die Thatsache, dass dieselben sich nach kurzer Zeit wieder zurückbilden, dass die vordere und hintere Grenze dieser Zone sich um einige Segmente verschieben kann und dann in diesen, in welchen sich Vornieren- bzw. Urnierenabschnitte ausbilden können, die gleichen Verhältnisse auftreten wie in den mittlern Segmenten, dass weiter die Aorta, wenigstens in den vordern Segmenten, Sprossen, Anlagen von Glomeruli, und die Venen Quergefässe in allen Segmenten bilden, diese Thatsachen lassen schliessen, dass auch die Nephrotome der Zwischenzone einst zu Nierenabschnitten sich umgebildet haben, dass sie die Rudimente derselben darstellen. Eine volle Bestätigung dieses Schlusses giebt *Ichthyophis*, dessen Entwicklung weniger abgekürzt ist als diejenige von *Hypogeophis*, indem hier diese Nephrotome sicher Anlagen von Urnierenanälchen bilden, die vielleicht auch noch, wenigstens in der Mehrzahl, eine volle Ausbildung erfahren.

Wir werden weiter dann auch die Nephrotome, welche sich in den letzten 4 Segmenten vor dem Ende des Vornierengangs abschnüren und wieder zurückbilden, in gleicher Weise beurtheilen dürfen, und so ergibt sich, dass die Gymnophionen ein Excretions-system gehabt haben, welches sich durch fast den ganzen Rumpf, nämlich über 100 Segmente, erstreckte, welches einen streng segmentalen Bau besass, in allen Abschnitten gleich entwickelt war und in Bezug auf die wesentlichen Punkte auch denselben Bau besass. Dieses ursprüngliche Excretionssystem fasse ich als ein einheitliches, als einen „Holonephros“ (PRICE) auf, von welchem sich erst später der vordere Theil zum Pronephros, der hintere Theil zum Mesonephros differenzirt hat. Ein wichtiger Factor, welcher diese Sonderung bedingt hat, scheint mir in der verschieden raschen Aus-

bildung des vordern und hintern Körperabschnitts zu liegen, wie wir sie bei allen Fischen und Amphibien finden. Der vordere Abschnitt ist das larvale oder embryonale Excretionsorgan (BALFOUR) geworden und ist am wenigsten in seinen Theilen modificirt, der hintere Abschnitt hat sich zum Excretionsorgan für das erwachsene Thier umgebildet und ist höher ausgebildet worden. Je schärfer sich diese Sonderung ausgeprägt hat, um so mehr haben sich neue, jedem Organ eigenthümliche Charaktere ausgebildet, so dass eine Unterscheidung von Vorniere und Urnieren stets sicher durchzuführen ist. Der Ausfall, welchen das ursprüngliche einheitliche System durch Umwandlung des vordern Theils zur Vorniere erlitten hat, ist durch die Vermehrung der Nierenabschnitte in der Urnieren ersetzt worden, und wie bei *Hypogeophis*, aber auch bei vielen andern Formen zu erkennen ist, tritt auch jetzt noch eine weitere Concentration ein, indem die vordern Urnierenabschnitte der Rückbildung unterliegen, die hintern dagegen, besonders in der Genitalregion, eine Vervollkommnung erfahren. Die Verbindung mit den Genitalorganen, die neue Function, ausser dem Harn auch die Geschlechtsproducte nach aussen zu leiten, hat dann eine weitere Differenzirung zur Folge gehabt, welche bei den Anamniern schon eingeleitet ist, bei den Amnioten in der im erwachsenen Thier vollzogenen Trennung der Urnieren in einen Geschlechtstheil und in die bleibende Niere ihre höchste Stufe erreichte.

Als secundäre Bildung, welche erst mit der Sonderung des Holonephros in Vornieren und Urnieren entstanden ist, sehe ich den gemeinsamen Ausführungsgang an. In Uebereinstimmung mit RÜCKERT (88) nehme ich an, dass ursprünglich ein jeder Abschnitt des Holonephros in jedem Segment für sich nach aussen mündete, dass dann durch Verschmelzung der Oeffnungen zuerst eine von vorn nach hinten sich ausdehnende Rinne entstand, welche in gleicher Richtung allmählich zum Canal sich abschloss. An dessen Bildung sind Anfangs alle Canälchen betheilig gewesen, so wie es jetzt noch die vordersten zeigen; je mehr der vordere Theil des Holonephros zum larvalen Organ sich umbildete, um so schneller wurde der Gang entwickelt und dadurch die hintern Abschnitte mehr und mehr von einer Betheiligung an seiner Bildung ausgeschlossen. Diese Ansicht wird dadurch wesentlich gestützt, dass bei allen, selbst dort, wo nur ein Canälchen zur Ausbildung kommt, der Gang stets von Vornierenanälchen gebildet wird.

Eine derartige Auffassung, dass Vorniere und Urnieren homodynamische Theile eines Holonephros sind, erklärt in natürlichster Weise die auffallende Uebereinstimmung, die gleichmässige Lage der Organe und die Verbindung der Urnieren mit dem Vornierengang. Diese Beantwortung der Frage nach den Beziehungen der beiden Organe zu einander, zu welcher mich die Untersuchung geführt hat, ist bekanntlich im Princip dieselbe, welche SEDGWICK (81) zum ersten Mal im Jahre 1881 gegeben hat. Denn nach seiner Auffassung sind alle drei Excretionsorgane der Wirbelthiere, Pronephros, Mesonephros und Metanephros, nur Abschnitte eines einheitlichen Excretionssystems. Da mir eigene Untersuchungen über die bleibende Niere fehlen, so will ich diese ausser Betracht lassen, doch möchte ich hervorheben, dass ich auch in Bezug auf dieses Organ mich SEDGWICK anschliesse, und weiter die Möglichkeit betonen, dass bei der Bildung der bleibenden Niere vielleicht ähnliche Knospungsprozesse sich abspielen, wie ich sie für die Entstehung der secundären, tertiären etc. Abschnitte nachgewiesen habe.

Aber nur wenige Forscher haben sich der Ansicht SEDGWICK'S angeschlossen, so RENSON (83), EMERY (83), GROSCHUFF (00) für Urnieren und bleibende Niere, und besonders FIELD (91) und PRICE (97), ersterer auf Grund seiner Untersuchungen über die Entwicklung der Excretionsorgane von *Amblystoma*, *Rana* und *Bufo*, letzterer auf Grund einer solchen von *Bdellostoma*. In einem wesentlichen Punkte weiche ich aber von SEDGWICK und den übrigen ab, nämlich darin, dass diese die Nierenabschnitte aus dem unsegmentirten Mesoderm ableiten, ich aus dem segmentirten.

Die übrigen zahlreichen Forscher, welche die Entwicklung der Excretionsorgane untersucht haben, vertreten die von GEGENBAUR, W. MÜLLER und FÜRBRINGER begründete Auffassung, dass Vorniere und Urnieren nicht homodynamische Theile eines und desselben Excretionssystems sind, sondern eine jede ein Organ sui generis ist, die Vorniere das phylogenetisch älteste. In der Neuzeit scheint eine Modification dieser Ansicht, welche RÜCKERT (88) zuerst gegeben hat und welche zwischen beiden Anschauungen etwas künstlich zu vermitteln sucht, den grössten Anklang gefunden zu haben, dass nämlich die Vorniere einst sich durch den ganzen Körper erstreckt habe, soweit der Vornierengang entwickelt sei, dass dieselbe aber bis auf den vordersten Abschnitt und bis auf den Gang rückgebildet sei und an ihrer Stelle als „eine zweite vervollkommnete Generation“ aus mehr dorsalwärts gelegenen Theilen der Urwirbel sich

die Urniere entwickelt und mit dem erhalten gebliebenen Gang sich verbunden habe. Es mögen hier nur BEARD, FELIX, WIEDERSHEIM, MAAS, WHEELER, GREGORY, SWAEN u. BRACHET, HATTA und besonders SEMON genannt werden. Der letztere hat die Ansicht RÜCKERT's dadurch weiter zu begründen gesucht, dass bei *Ichthyophis* nicht nur der Vornierengang in der Urnierenregion erhalten bleibt, sondern auch in der Nebenniere der „MALPIGHI'sche Körper der Vorniere“. Dass diese letztere Begründung völlig verfehlt ist, hat, so hoffe ich, meine Untersuchung gezeigt; es existirt weder SEMON's „MALPIGHI'scher Körper der Vorniere“, der als Divertikel der Leibeshöhle entstehen soll, noch ist die Nebenniere als caudale Fortsetzung desselben aufzufassen.

Bevor ich dazu übergehe, zu untersuchen, ob den Verschiedenheiten, welche nach der Ansicht der Vertreter der letztern Anschauung zwischen Vorniere und Urniere bestehen sollen, eine so grosse Bedeutung beizumessen ist, dass beide nur als zwei von einander unabhängige Organe betrachtet werden können, möchte ich kurz die Berechtigung erweisen, den Resultaten, welche ich durch die Untersuchung von *Hypogeophis* gewonnen habe, allgemeinere Bedeutung zu geben und sie als Grundlage für eine neue Begründung der SEDGWICK'schen Theorie zu benutzen. Die Literatur zeigt ja zur Genüge, dass jeder Forscher die von ihm untersuchte Form als Ausgangsform für theoretische Betrachtungen gewählt und den hier gefundenen oder nur gedeuteten Verhältnissen die Resultate, welche für andere Formen gewonnen sind, anzupassen gesucht hat; es ist wohl jeder mögliche Weg zur Lösung der Frage beschritten worden. Da nach FELIX (97, p. 338) „derjenige, welcher hierbei von den Amphibien ausgeht, sich von Anfang an auf einem Irrwege befinden soll“, so scheint es mir nöthig, zu zeigen, dass hierfür nicht die systematisch höhere oder niedere Stellung der Form entscheidend sein kann, sondern nur die Entwicklung und der Grad der Ausbildung der Excretionsorgane.

Es kann keine Frage sein, dass die erwachsenen Gymnophionen durch den Wechsel des Aufenthalts im Wasser mit dem in der Erde stark modificirt sind, so sehr sie sich in mancher Hinsicht auch schon durch die Anatomie als die ältesten lebenden Amphibien erweisen. Aber diese Veränderungen treten erst auf einem verhältnissmässig späten Stadium auf, welches ungefähr mit der Rückbildung der Vorniere beginnt. Etwas früher zwar verschwinden schon die Extremitätenanlagen, aber von diesem Stadium an beginnt

die für die Gymnophionen charakteristische Umformung des Kopfs, die Rückbildung der Augen, die Anlage der Tentakel, das ausserordentlich starke Auswachsen des Vorderkörpers, die weit gehende, caudalwärts gerichtete Verschiebung des Herzens, der Leber, der Vorniere, der Tube, des Vorderendes der Nebenniere und Urniere, der Abgangsstelle des ventralen Astes der Hohlvene, die Reduction des Vorderendes und die höhere Ausbildung des hintern Theils der Urniere, die asymmetrische Gestaltung der Lungen, der eigenartige Bau der Leber u. a. Aber ungefähr bis zu diesem Stadium zeigt die Entwicklung derartig klare und einfache Verhältnisse, wie wir sie bis jetzt höchstens noch von den Selachiern kennen und welche man wohl als primitive beurtheilen darf, um so mehr, als hier die Dottermasse eine sehr grosse und zu erwarten ist, dass die Aufgabe oder Verkürzung der freien Entwicklung bereits störend eingewirkt hat. Im Besondern — von andern Punkten sehe ich jetzt ab — verweise ich auf die weiten Ursegmenthöhlen, auf die späte Trennung der Urwirbel von der Seitenplatte, auf die Gleichförmigkeit ihrer Ausbildung, auf die strenge Metamerie der Nierenanlagen und besonders auch der zu diesen in Beziehung stehenden Gefässe, auf die offenen Peritonealcanäle, auf die ausserordentlich grosse Zahl und hohe Differenzirung der Vornierenabschnitte, wie wir sie ausser vielleicht bei Myxinoiden bei keinem andern Anamnier finden. Denn für diese haben die Untersuchungen durchweg nachgewiesen, dass ihre jetzige geringe Zahl von Vornierenabschnitten eine secundäre ist, dass bei allen eine grössere angelegt wird, dass weiter Anfangs mehr oder weniger deutlich die Glomeruli eine segmentale Anordnung zeigen, die sich später meistens verwischt, dass bei keiner Form eine derartig hohe Differenzirung der Canälchen eintritt wie bei der Vorniere der Gymnophionen. Kurz, bei allen, ausser vielleicht den Myxinoiden, ist die Vorniere auf einem verschieden weit fortgeschrittenen Stadium der Rückbildung; auch dort, wo sie noch functionirt, erreicht sie nicht mehr die Höhe der Ausbildung, welche dieselbe jeden Falls gehabt hat. Ebenso zeigt sich, dass bei allen andern Amphibien, ausser *Amphiuma* (FIELD, 92, 94), die Dysmetamerie der Urniere sehr früh auftritt und die ursprünglich streng segmentale Anlage nicht mehr so klar hervortritt wie bei den Gymnophionen. Um über die morphologische Bedeutung der Vorniere und Urniere klar zu werden, wird man doch wohl die Form wählen, welche uns die Vorniere noch auf der höchsten Stufe der Entwicklung und in voller Function zeigt, und nicht solche Formen,

bei welchen dieses Organ als sicher in mehr oder weniger starkem Grade rückgebildet betrachtet werden muss. Auch die Gymnophionen, *Ichthyophis* weniger als *Hypogeophis*, zeigen bereits Anfänge der Rückbildung der Vorniere, indem die letzten Abschnitte schon gewöhnlich rudimentär ausgebildet werden, aber unter den bis jetzt bekannten Formen giebt es keine andere, welche eine so hoch entwickelte Vorniere wie die Gymnophionen besitzt, und deshalb muss man den hier gefundenen Verhältnissen eine grössere allgemeinere Bedeutung zumessen und darf auf Grund derselben eine Lösung der Frage, in welchen Beziehungen stehen Vorniere und Urnieren zu einander, versuchen. Vielleicht mögen die Myxinoiden, wenn ihre Entwicklung erst genauer bekannt sein wird, einen ähnlichen oder noch höhern Werth in dieser Hinsicht erhalten. Doch möchte ich glauben, dass ausser dem Fehlen der Dysmetamerie der Urnieren im Wesentlichen ähnliche Verhältnisse sich ergeben werden. Die von PRICE (97) nachgewiesene gleichartige Anlage ist meiner Ansicht nach nicht Vorniere allein, sondern aus derselben wird sich, ebenso wie bei den Gymnophionen, Vorniere und Urnieren entwickeln.

In der Auffassung, dass die Verhältnisse, welche die Gymnophionen in Bezug auf die Entwicklung und den Bau der Excretionsorgane zeigen, unter den bisher bekannten Cranioten die am meisten primitiven sind, werde ich um so mehr bestärkt, als die andern Anamnier mir nicht so abweichende Verhältnisse zu bieten scheinen, wie es die Mannigfaltigkeit der Deutungen vermuthen lässt. Die Unterschiede sind meiner Ueberzeugung nach in dem verschiedenen hohen Grade der Rückbildung begründet; und wie derartige Organe grosse Variationen hinsichtlich der Ausbildung bieten, so finden wir dieselbe Erscheinung bei der Vorniere der meisten Formen, weniger dagegen wird die Entwicklung davon beeinflusst.

Die Schwierigkeiten, welche einer Vereinigung der Resultate anderer Forscher mit den meinigen entgegenstehen, liegen hauptsächlich in folgenden zwei Punkten:

1) Wenn auch schon GOETTE (75) und FÜRBRINGER (78) die Vornierenkammer plus dem Glomerulus einem MALPIGHI'schen Körper der Urnieren verglichen haben, so hat man doch die Theile eines Vornieren- bzw. Urnierenabschnitts, nämlich Kammer bzw. Kapsel, Canälchen und Peritonealcanal nicht aus einander gehalten, sondern sie fast durchweg als Theile einer und derselben Bildung, nämlich des Canälchens, aufgefasst.

2) Man hat den ersten Stadien der Entwicklung, besonders der-

jenigen der Vornierenkammer, noch nicht genügende Aufmerksamkeit geschenkt. Gewöhnlich ist man bei der Deutung von den Verhältnissen, welche die fertige Vorniere oder vorgerückte Stadien derselben bieten, ausgegangen und hat die Entstehung erschlossen, und natürlich im Sinne der vorgefassten Ansicht.

Wenn man nur den Bau der fertigen Abschnitte betrachtet, z. B. bei Teleosteern, Ganoiden, Gymnophionen, für die Urniere auch bei Selachiern und Amphibien, so scheint es allerdings so, als ob der Glomerulus nur in ein bläschenförmig erweitertes Stück des Canälchens eingelagert sei und als ob der Peritonealcanal vom sog. Hals des MALPIGHI'schen Körperchens sich abzweige, als ob also alle drei nur Theile des Canälchens seien. Indessen beweist die Entwicklung, dass diese Auffassung nicht die richtige ist. Die Untersuchung hat mir gezeigt, dass die Vornierenkammer und ebenso die BOWMAN'sche Kapsel vollständig gleichwerthige und selbständige Bildungen sind und dass nicht, wie fast allgemein angenommen wird, das ganze Nephrotom sich zum Canälchen umwandelt, sondern dieses vielmehr nur aus seiner lateralen Wand als ein Divertikel entsteht, der Peritonealcanal entweder direct aus der Peritonealverbindung zwischen Urwirbel und Seitenplatte hervorgeht oder an derselben Stelle in der Urniere sicher ausschliesslich von der ventralen Wand des Nephrotoms, in der Vorniere vielleicht auch noch unter geringer Betheiligung des Peritonealepithels sich bildet, dass das Nephrotom selbst aber zur Kammer bzw. Kapsel sich umbildet. SEMON (91) und FIELD (91) sind, soweit ich weiss, die einzigen gewesen, welche die Kammer bzw. Kapsel als eine selbständige, von Canälchen unabhängige Bildung auffassten. SEMON aber, offenbar durch das Bild der fertigen Vorniere irreführt, rechnet den Peritonealcanal zum Canälchen, was durch die Entwicklung in keiner Weise begründet ist; dagegen sieht FIELD (91) denselben wie ich als die ehemalige Peritonealverbindung an. Beide weichen aber von meiner Auffassung darin ab, dass sie die Nephrotome, welche besondere Bezeichnung die Anlagen der Kammern bzw. Kapseln mit Recht verdienen, als Divertikel der Leibeshöhle auffassen, ich dagegen als die ventralen Abschnitte der Urwirbel. Für *Hypogeophis* und *Ichthyophis* wird durch die Entwicklung meine Auffassung als die richtige erwiesen. In Bezug auf die andern Anamnier ist zunächst die Thatsache hervorzuheben, dass bei allen ohne Ausnahme eine Vornierenkammer und eine BOWMAN'sche Kapsel existirt. Die erstere zeigt in Bezug

auf einen Punkt eine verschiedene Ausbildung, nämlich in Bezug auf die Gestaltung der Peritonealverbindung. Bei *Lepidosteus* ist die Kammer ganz gleich gestaltet wie bei Gymnophionen (BALFOUR u. PARKER, 82, BEARD, 90, 94); bei den Selachiern, Petromyzonten, Urodelen und Anuren und ebenso in Bezug auf die erste Kammer von *Acipenser* (JUNGERSEN, 93) und der Gymnophionen, ist die Peritonealverbindung sehr breit, bei Teleostern und *Acipenser* ausser der ersten Kammer ist die Kammer von der Leibeshöhle dagegen ganz abgeschlossen. Ist die Verbindung canalartig wie bei den Gymnophionen und *Lepidosteus*, so besitzt dieselbe zwei Trichter, ist sie dagegen stark aufgeweitet, so fehlen mit dem Canal auch die Trichter und überhaupt Geisseln in der Wand, so bei der ersten Kammer von den Gymnophionen, *Acipenser* und in der Vorniere der Selachier, Petromyzonten und übrigen Amphibien. Die Trichter, welche hier vorhanden sind und den Anfang des Canälchens bezeichnen, sind, wie SEMON schon behauptete, Nephrotomaltrichter, nicht Peritonealtrichter. Weiter entspringt bei allen Formen das Canälchen aus der lateralen Wand, ferner geht bei allen, bei welchen sie vorhanden ist, die Peritonealverbindung von der ventralen Wand aus, und endlich liegt bei allen das Glomus oder der durch Verschmelzung mehrerer entstandene Glomerulus in der medialen Wand. Mithin sind alle diese Vornierenkammern, mögen sie mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen oder nicht und in welcher Weise, auf Grund ihres Baues, wie GOETTE (75) es schon behauptet hat, einander völlig gleichwerthige Bildungen.

Wie entscheidet aber die Entwicklung? Und mit dieser Frage können wir zugleich auch die andere behandeln, ob sie den BOWMAN'schen Kapseln homodynam sind oder nicht. In den meisten Arbeiten wird zwar angegeben, dass die Vornierenkammer ein Divertikel der Leibeshöhle sei; prüft man die Angaben näher, so ergibt sich für die Mehrzahl, dass entweder diese nicht auf entwicklungsgeschichtliche Untersuchung basirt sind oder dass die Deutung nicht im Einklang mit dieser steht.

Für die Selachier geben SEDGWICK (81), RÜCKERT (88), VAN WIJHE (89), C. RABL (96) übereinstimmend an, dass das Canälchen aus der lateralen Wand des ventralen Urwirbeltheils, also eines Nephrotoms, als Divertikel sich bildet, dass dieser Theil vom Scleromyotom sich abschnürt, aber mit der Leibeshöhle in breiter Verbindung bleibt, so dass derselbe jetzt als Divertikel der Leibeshöhle erscheinen muss. SEDGWICK und VAN WIJHE haben diese Deutung

auch für die Entwicklung der Nephrotome gegeben, obwohl diese nach ihren Angaben sicher dem segmentirten Mesoderm zugehören.

Für die Petromyzonten haben in der letzten Zeit WHEELER (99) und besonders HATTA (00) nachgewiesen, dass hier die Verhältnisse in Bezug auf die Herkunft der Vornierenkammern völlig gleich liegen wie bei den Selachiern, und besonders HATTA betont, dass dieselben nur als Theile der Urwirbel betrachtet werden können. Hier tritt die Anlage der Canälchen erst nach der Abschnürung des Nephrotoms von dem Scleromyotom auf.

Für die Amphibien, ausser den Gymnophionen, stehen sich die Angaben von MOLLIER (90) und FIELD (91) einander gegenüber. Nach dem erstern sollen die Kammern als Divertikel der Leibeshöhle aufzufassen sein, nach dem letztern dagegen liegen die Verhältnisse wie bei den Selachiern. FIELD giebt zu, dass das somatische Blatt des Urwirbels an der Bildung des Canälchens betheiligt ist. MOLLIER's sehr sorgfältige Arbeit, welche besonders diesen Punkt berücksichtigt, lehrt, dass die zwei bis drei Divertikel, aus denen bei *Triton*, *Rana* und *Bufo* die Vornierenanälchen hervorgehen, dem Somiten zugehören und deshalb segmental sind, dass die Trichter „in den ventralen Abschnitt einer Urwirbelhöhle münden, da, wo dieselbe in die unsegmentirte Leibeshöhle übergeht“. Die Höhle der Vornierenkammer ist mithin ein Theil der Urwirbelhöhle, sie selbst der ventrale Abschnitt des Urwirbels.

Für *Lepidosteus* geben BALFOUR u. PARKER (82) und BEARD (90, 94) zwar an, dass die Kammer als Divertikel der Leibeshöhle entsteht, doch weisen die Figuren deutlich darauf hin, dass dieselbe sich aus dem Theil bildet, welcher zwischen dem Scleromyotom und der Seitenplatte segmental gelegen ist, also sehr wahrscheinlich dem Nephrotom der Gymnophionen entspricht.

Auch in Bezug auf die Entstehung der Vornierenkammer der Teleosteer lauten die neuern Angaben verschieden, und dies scheint in der Schwierigkeit des Objects, besonders in der soliden Anlage der Ursegmente, zum Theil begründet zu sein. Nach FELIX (97) soll die Kammer als Erweiterung des Canälchens entstehen, nach SWAEN u. BRACHET (00) und ebenso nach SOBOTTA (94) und ältern Autoren dagegen als Divertikel der Leibeshöhle. Mir scheint, als ob FELIX Vornierenkammer und Canälchen nicht aus einander gehalten hat; was er als Anlage des Canälchens bezeichnet, ist die der Kammer. Dafür spricht, dass die Anlagen medianwärts gerichtet sind, nicht lateralwärts wie Canälchen sonst stets, und dass

weiter das somatische und splanchnische Blatt beteiligt sind, während sonst das Canälchen nur aus der lateralen Schicht hervorgeht. Weiter ist zu beachten, dass als Ausgangsstadium der Untersuchung dasjenige gewählt ist, auf welchem Urwirbel und Seitenplatten von einander bereits getrennt sein sollen. Auf diesem Stadium erstreckte sich aber die Leibeshöhle in 5 Zapfen, im 3.—7. Segment, die also segmental angeordnet sind, gegen die Urwirbel. Sollten hier nun nicht ähnliche Verhältnisse vorliegen wie bei den Petromyzonten, d. h. sollte hier nicht auch der ventrale Theil des Urwirbels sich früh vom Scleromyotom abgetrennt haben, dagegen mit der Leibeshöhle in breiter Verbindung geblieben sein, so dass jene Zapfen nur als Divertikel der Leibeshöhle erscheinen, da jüngere Stadien nicht untersucht sind? Auch SWAEN u. BRACHET geben an, dass die Kammer der innerste Theil der Leibeshöhle ist. Die Thatsache, dass diese 5 Zapfen oder innersten Theile der Leibeshöhle segmentirt sind, spricht weiter für meine Deutung, dass dieselben fünf Anlagen von Nephrotomen entsprechen, von denen aber die hintern sich zurückbilden, vielleicht aber noch kurzen Canälchen den Ursprung geben, welche in die Bildung des Vornierengangs mit aufgehen. Die bleibenden verschmelzen dann mit einander und bilden sich zur einzigen Vornierenkammer der Teleosteer um, die sich vollständig von der Leibeshöhle abschliesst und aus deren lateraler Wand das Canälchen abgeht. Eine ähnliche Deutung der Beobachtungen hat auch HATTA (00) gegeben. Ich möchte diese Deutung, welche mit derjenigen von GOETTE (75), ZIEGLER (82), SOBOTTA, SWAEN u. BRACHET, abgesehen von der Entstehung der Divertikel aus dem segmentirten Mesoderm, mehr übereinstimmen würde, für die richtigere halten. Doch können hier nur neue Untersuchungen, welche besonders die jüngsten Stadien der Ursegmente berücksichtigen, entscheiden.

Wie bei den Myxinoiden die Vornierenkammern entstehen, ist durch die Untersuchung von PRICE (97) in Folge des geringen Materials nicht genügend aufgeklärt. Nach dieser scheint es, dass dieselben Divertikel der Leibeshöhle sowohl in der Vornieren- wie auch in der Urnierenregion sind; da sie aber segmentirt sind, dürfte diese Deutung wohl noch nicht ohne weitere Untersuchungen als die richtige anzunehmen sein.

Für Reptilien hat zuerst STRAHL (86) die Entstehung der Nephrotome aus den ventralen Theilen der Urwirbel angegeben. Auch die Darstellungen von MIHALCOVICZ (85) und HOFFMANN (89)

lassen sich ohne Schwierigkeit in gleichem Sinne deuten. GREGORY (00) hat bei den Schildkröten wieder nicht zwischen Vornierenkammer und Canälchen unterschieden, doch findet sich die Angabe, dass die Canälchen als solide Wucherungen des somatischen Blattes am hintern Ende des Somiten, also an der Stelle, wo überall dieselben entstehen, sich anlegen. Für die Vögel lauten die Angaben von SEDGWICK (80) und FELIX (91) übereinstimmend dahin, dass die Nephrotome dem segmentirten Mesoderm zugehören.

Uebersehen wir die Angaben, so ergibt sich, dass bei allen eine Vornierenkammer, und zwar als erster Theil eines Vornierenabschnitts, ausgebildet wird. Weiter geht sie bei allen aus demjenigen Abschnitt des Ursegments hervor, welcher das Scleromyotom mit der Seitenplatte verbindet. Bei Selachiern, *Lepidosteus* und Amphibien sondert sich dieser Abschnitt erst nach der Anlage des Canälchens, bei Petromyzonten, vielleicht auch bei Teleostern, Myxinoiden trennt er sich dagegen schon früh vom Scleromyotom, ist aber zur Zeit der Anlage des Canälchens noch in breiter Verbindung mit der Leibeshöhle. Für die Selachier, Petromyzonten, Amphibien (Gymnophionen, Urodelen, Anuren) und Reptilien ist seine Zugehörigkeit zum segmentirten Mesoderm mit Sicherheit erwiesen, für die andern Formen wird er als Divertikel der Leibeshöhle aufgefasst, doch ist hervorzuheben, dass in keinem Fall mit Sicherheit nachgewiesen ist, dass die Kammern als Divertikel von der Leibeshöhle aus entstehen, vielmehr lässt die Thatsache, dass sie die innersten Theile der Leibeshöhle sind, welche segmental gegen das segmentirte Mesoderm vorspringen, die Möglichkeit zu, dass die Deutung hier nicht die richtige ist. Weiter lehren alle Untersuchungen, dass das Canälchen aus der lateralen Wand der Kammer entsteht, an der medialen der Glomerulus sich bildet und an der ventralen die Peritonealverbindung, wenn sie vorhanden ist, liegt. Somit glaube ich schliessen zu können, dass auch auf Grund der Entwicklung, soweit dieselbe genau untersucht ist, die Vornierenkammern aller Cranioten gleichwerthige Bildungen sind, nämlich aus Nephrotomen, d. h. den ventralen Abschnitten der Urwirbel, hervorgehen.

Was die Bildung der Urnierennephrotome betrifft, so dürfte es hier kaum nothwendig sein, auf die ältere Auffassung, dass sie als Wucherungen oder Divertikel der Leibeshöhle entstehen, näher einzugehen, da neuere Untersuchungen ohne Ausnahme gezeigt haben, dass dieselben, wie SEDGWICK zuerst behauptete, die ventralen Ab-

schnitte der Urwirbel sind, welche die Scleromyotome mit den Seitenplatten verbinden. Da sich dieselben meist früher von letztern sondern als von den erstern, so ist hier ihre Zugehörigkeit zum segmentirten Mesoderm leichter erkannt worden. Im Uebrigen findet man auch hier fast allgemein die Auffassung vertreten, dass dasselbe sich strecke und ein erweiterter Theil zur Kapsel sich umbilde. Manche Untersuchungen, so diejenigen von FÜRBRINGER (78), MIHALCOVICZ (85), RABL (96), lassen aber deutlich erkennen, dass ebenso wie bei *Hypogeophis* das Urnierenanälchen als Divertikel des Nephrotoms erscheint, das Nephrotom selbst aber zur BOWMAN'schen Kapsel wird. Es ist auch hier wesentlich die verschiedene Auffassung der Theile des fertigen Urnierenabschnitts die Ursache, dass derselbe verschieden von einem Vornierenabschnitt erscheint; die Entwicklung und der Bau begründen sie aber nicht.

Wenn diese Darlegungen richtig sind, wenn es sich durch neuere, besonders auf die Entstehung der Vornierenkammer und BOWMAN'schen Kapsel gerichtete Untersuchungen herausstellen sollte, dass überall dieselben durch Abschnürung des ventralen Theils des Urwirbels und die Canälchen als Divertikel ihrer parietalen Wand entstehen, so wären damit viele Einwände gegen die Auffassung, dass Vorniere und Urnieren homodynamische Theile eines Holonephros sind, hinfällig; es würde dann wohl kaum noch jemand dagegen Einspruch erheben, dass auch jeder Vornierenabschnitt ein MALPIGHI'sches Körperchen besitzt wie jeder Urnierenabschnitt und dass die Modificationen, wie sie in dem einheitlichen Glomus am stärksten zum Ausdruck kommen, nur als secundär, als Zeichen einer Rückbildung der Vorniere zu beurtheilen sind, wie es auch MAAS (97), WHEELER (99) u. A. gethan haben, dass die Ansicht SEMON's, nach welcher die segmentale Anordnung der MALPIGHI'schen Körperchen erst secundär sich ausgebildet hat, nicht richtig ist. Ausser den Einwänden, welche sich auf die Entstehung der Kammern, auf die Peritonealtrichter, Glomeruli beziehen, kommen noch folgende zwei hauptsächlich in Betracht: 1) dass die Urnierenanälchen aus einem mehr dorsal gelegenen Theil der parietalen Wand als die Vornierenanälchen, beide also aus nicht homologen Theilen der Nephrotome hervorgehen und 2) dass Urnieren- und Vornierenanälchen in denselben Segmenten vorkommen. Was die erstere Behauptung betrifft, so scheint mir dieselbe nur dann richtig zu sein, wenn die letztere zutreffend ist. Denn nur dann, wenn in einem und demselben Segment beide Anlagen über einander liegen, ist es möglich, sicher zu

entscheiden, dass das Urnierencanälchen mehr dorsal entsteht als das Vornierencanälchen. Wenn hierfür keine Beobachtungen vorgelegen hätten, würde sehr wahrscheinlich die erstere Behauptung nicht aufgestellt sein, da thatsächlich das Urnierencanälchen ebenso wie das Vornierencanälchen aus der lateralen Wand eines homodynamen Abschnitts des Urwirbels auf derselben Höhe zum Vornierengang und in derselben Entfernung vom innern Peritonealtrichter entstehen. Wenn daher der zweite Einwand nicht begründet ist, dürfte dem erstern ebenfalls kein Werth beizumessen sein.

Es liegen nun Angaben über das Vorkommen von Urnieren- und Vornierencanälchen in einem und demselben Segment vor von RÜCKERT (88), VAN WIJHE (89) und RABL (96) für die Selachier, von SEMON für *Ichthyophis*, von HOFFMANN (89) für *Lacerta*, von GREGORY (00) für die Schildkröten, von FELIX (91) für das Hühnchen. Dass die Angabe von SEMON weder für *Hypogeophis* noch für *Ichthyophis* zutrifft, hoffe ich durch meine Untersuchung klar erwiesen zu haben, und kann sie hier ausser Acht lassen. Gegen die übrigen Angaben möchte ich auch trotz der Modelle RABL's dasselbe Bedenken äussern wie FIELD, dass nämlich die sog. Urnierencanälchen nicht diese Bedeutung haben. Bei den Selachiern hat man die Reste der canalähnlichen Verbindungen zwischen Scleromyotomen und Nephrotomen dafür gehalten. Dass es nicht Canälchen sind, geht hervor einmal daraus, dass sie nicht als Divertikel aus einer Wand des Nephrotoms entstehen, sondern aus der auf den letzten Stadien der Abschnürung canalähnlichen Verbindung zwischen dem dorsalen und ventralen Theil des Urwirbels. Wie die fig. 3c, tab. 15, in RABL's Arbeit z. B. deutlich zeigt, steht die laterale Wand des sog. Canälchens oder richtiger des Nephrotoms noch in voller Continuität mit dem Cutisblatt. Deshalb zeigt auch diese Wand noch Cylinderepithel, die andern Wände und auch die dorsale Wand des vermeintlichen Canälchens dagegen nicht. Die Anlage eines Nierencanälchens hat aber stets in allen Wänden dasselbe Cylinderepithel. Die gebogene Form dieses Theils des Nephrotoms erklärt sich einfach dadurch, dass das Cutisblatt bereits etwas ventralwärts vorwächst. Weiter wächst ein Urnierencanälchen dorsal vom Gang nicht derart weit lateralwärts vor, wie diese Bildungen es zu thun scheinen. Ferner spricht gegen die Auffassung, dass dieselben, obwohl sie keineswegs rudimentär erscheinen, nicht mit dem Gang sich verbinden und sich auch nicht in der Weise zurückbilden wie andere, rudimentär ausgebildete Urnierencanälchen. Weil es

die canalartigen Verbindungen sind, treten sie am deutlichsten hervor, wenn die mediale Wand des Urwirbels zwischen Sclerotom und Nephrotom bis zur Berührung gegen das Cutisblatt vorgewachsen ist, eine Vereinigung mit derselben, und eine Trennung der lateralen Wand des Nephrotoms vom Cutisblatt beginnt. Deshalb bilden sie sich auch mit der vollständigen Abschnürung des Nephrotoms zurück, und weiter, da dieser Process von vorn nach hinten erfolgt, so müssen auch jene sog. Canälchen ebenfalls von vorn nach hinten entstehen und ebenso wieder verschwinden. Kurz, weder die Anlage noch ihre Lage noch ihr Bau sprechen für die Auffassung, dass jene Urnierencanälchen in Segmenten der Vorniere diese Bedeutung haben; es sind nur Theile der Vornierenephrotome. Zu dieser Deutung werde ich nicht allein durch die Darstellung und die Zeichnungen der genannten Forscher veranlasst, sondern auch dadurch, dass ich bei *Hypogeophis* genau dieselben Bildungen und genau zu derselben Zeit, in diesem Segment deutlicher, in jenem weniger deutlich angetroffen habe, aber nicht nur in den letzten Vornierensegmenten, sondern auch in denen der Zwischenzone, ja auch in den vordern der Urniere, also in Segmenten, für welche eine derartige Deutung völlig ausgeschlossen ist. Dass sie in den vordersten Vornierensegmenten nicht hervortreten, hängt damit zusammen, dass die Abschnürung der Nephrotome weniger früh erfolgt, und weiter, dass das Scleromyotom noch nicht so weit differenzirt ist wie in den hintern Segmenten. Auch GREGORY deutet eine dorsale Falte der Vornierenkammer einfach für ein Urnierencanälchen. Sonderbar ist es, dass die Falte sehr verschieden stark sich ausgebildet zeigt und dass die hinter der Vorniere liegenden wirklichen Urnierencanälchen sich anders entwickeln als diese vordern. Während die vordern, aus den Vornierenkammern entstehenden, obwohl sie rudimentär sind und bald wieder zu Grunde gehen sollen, schöne, deutliche, hohle Divertikel darstellen, wird von den Anlagen, aus denen die Urnierencanälchen entstehen, gesagt (p. 694), dass es „extends as a rod of concentric, densely packed cells, its round shape modified from point to point where the tubules are growing towards the duct“.

Die Angaben von HOFFMANN und FELIX könnten noch grössere Bedeutung beanspruchen, weil hier die betreffenden Urnierencanälchen sich mit dem Gang verbinden sollen. Nun zeigt aber die Darstellung von HOFFMANN und seine Figuren, dass er in dem einen Fall (fig. 4 u. 5) die Vornierenkammer für das Vornierencanälchen,

das Vornierencanälchen aber für ein Urnierencanälchen gehalten hat, vorausgesetzt, dass seine Deutung, dass es sich um einen Vornierenabschnitt in den Figuren handelt, richtig ist. Wenigstens kann ich nicht zwei Canälchen, welche von einem und demselben Nephrotom über einander ausgehen, finden. Im andern Fall dürften die figg. 14 und 15, welche die Verbindung eines Urnierencanälchens in der Vornierenregion mit dem Gang zeigen sollen, wohl einen echten Urnierenabschnitt darstellen, dessen Canälchen im Stadium der ersten Windung sich befindet und mit dem Gang sich verbunden hat; von einem Vornierencanälchen ist aber nichts zu entdecken.

Ebenso bedaure ich, die Angaben von FELIX über die Bildung von Urnierencanälchen im Bereich der Vorniere und ihre Verbindung mit dem Gang für nicht ausreichend erklären zu müssen, um darauf hin meine Auffassung aufzugeben. Er schreibt p. 29: „Es treten im Gebiet der Vorniere solide Urnierenstränge bis heran an den soliden Vornierengang, so kann in einem Segment der Vornierengang durch zwei Zellenstränge mit den Seitenplatten verbunden sein; der eine Zellstrang ist der Mesodermwulst, das ehemalige Nephridium, der andere die frühere intermediäre Zellenmasse, die sich zum rudimentären Urnierencanälchen umgebildet hat.“ Weshalb der eine Zellenstrang ein rudimentäres Urnierencanälchen sein muss, ist mir nicht klar geworden, zumal man über sein späteres Schicksal nichts erfährt. Dass mir der Nachweis nicht genügt, „dass in der That beide neben einander vorkommen und zwar in einem Gebiet, das unbestritten dem freien Glomerulus angehört, also Urnierencanälchen neben einem freien Glomerulus“, bedarf wohl nach dem, was mir *Hypogeophis* in Bezug auf Verschiebung der Vornierentheile gezeigt hat und was sehr wahrscheinlich, wenn auch nicht in so grossem Umfang bei andern vorkommen dürfte, keiner weitem Erörterung.

Ein anderer Einwand gegen meine Auffassung würde sich noch ergeben, wenn der Vornierengang hinter der Vorniere in Segmenten, in welchen sicher Urnierencanälchen auftreten, vom Mesoderm aus gebildet würde. Denn da ich annehme, dass früher ebenso wie jetzt die ersten, nicht nur die hintern Vornierencanälchen, sondern auch alle primären Urnierencanälchen an der Bildung des Ganges durch Vereinigung ihrer distalen Enden beteiligt gewesen sind, ihre jetzige Verbindungsweise mit dem fertigen Gang eine secundäre ist, so kann die Auffassung, dass Vorniere und Urniere aus einem Holo-nephros sich differenzirt haben, nicht aufrecht erhalten bleiben,

wenn sichere Beobachtungen zeigen, dass auch in den Segmenten, welche sicher Urnierenkanälchen enthalten, die sich mit dem Gang verbinden, der Gang aus dem Mesoderm entsteht.

Von ältern Beobachtungen, nach welchen bei verschiedenen Gruppen bekanntlich der Gang in toto aus dem Mesoderm hervorgehen sollte, sehe ich ab; auch bei der Beurtheilung der neuern ist zu berücksichtigen, dass der Gang beim Auswachsen nach hinten oft dem Mesoderm sich eng anlagert und daher eine Entstehung des freien Endes aus dem Mesoderm leicht vorgetäuscht werden kann, und dass weiter in manchen Fällen die Untersuchung sich nur auf die Entstehung des vordern Theils gerichtet hat, eine ähnliche Bildungsweise für den hintern Abschnitt dann daraus gefolgert wurde.

Bei *Hypogeophis* entsteht der Gang sicher durch Vereinigung der distalen Enden der drei ersten Vornierenkanälchen und wächst dann frei nach hinten aus ohne weitere Betheiligung des Mesoderms. Dasselbe wird, soweit das Mesoderm in Frage kommt, für die Selachier seit BALFOUR von allen Forschern angegeben. Für die Reptilien geben STRAHL, MIHALCOVICZ und HOFFMANN an, dass der Gang im vordersten Theil aus dem Mesoderm entsteht, dann frei nach hinten wächst. Dasselbe wird von MIHALCOVICZ und Andern für die Säugethiere angegeben. Auch für die Vögel haben die Beobachtungen von GASSER (77), SEDGWICK (80), MIHALCOVICZ (85) und FELIX (91) dasselbe Resultat gehabt. Der letztere giebt an, dass der Gang vom 4.—15. Segment aus dem Mesoderm entsteht, dann frei nach hinten auswächst. In den letzten der genannten Segmente sollen zwar Urnierenkanälchen sich bilden, aber wie schon erwähnt wurde, kann ich dies nicht als bewiesen ansehen.

Für *Petromyzon* giebt WHEELER (99) an, dass die 5—6 Vornierenkanälchen, welche ausgebildet werden, den Gang bilden, dass weiter wenigstens in den 7 Segmenten hinter der Vorniere derselbe ebenfalls vom parietalen Blatt des Mesoderms entstehen soll. Ebenso ist nach HATTA sicher in den 10 der Vorniere folgenden Segmenten an der Bildung des Ganges das Mesoderm betheiligt. Nun beginnt nach WHEELER 7—9 Segmente hinter der Vorniere die Urniere. Daraus geht hervor, dass nur in der Zwischenzone nach WHEELER's Angaben der Gang aus dem Mesoderm entsteht. HATTA (00) giebt an p. 373: „The segmental duct is looked upon as being brought about by the union of a series of the abortive pronephric tubules

in about 12 somites lying posterior to the eighth somite“ (im 9. liegt das letzte Vornierenanälchen). „The Anlage is laid in the parietal layer of the nephrotome in exactly the same manner as in the pronephric tubules of the glandular part.“ Diese Angabe würde also mit derjenigen von WHEELER fast übereinstimmen. Weiterhin soll er nach HATTA auch aus dem Mesoderm entstehen, doch kann dieses nicht als sicher nachgewiesen gelten. Er sagt p. 374: „In the somites posterior to about the twentieth somite, the Anlage of the duct is represented by a few cells in each segment probably detached from the dorso-ventral angle of the nephrotome. These cells multiply and are transformed into the segmental duct in the posterior part.“ Ich stimme beiden Autoren zu, wenn sie in der Betheiligung des Mesoderms an der Bildung des Ganges einen Beweis dafür sehen, dass in diesen Segmenten ebenfalls Vornierenabschnitte angelegt werden. Da aber dies nicht in Urnierensegmenten beobachtet ist, so liegt also hierin kein Einwand. Nach GASSER (82) und MOLLIER (90) entsteht bei *Triton*, *Rana* und *Bufo* der vorderste Theil des Ganges aus den Vornierenanälchen, der hintere Theil soll nach dem letztern in den ersten 2 Somiten durch Abfaltung vom Mesoderm sich bilden, für die weitere Strecke geben beide übereinstimmend an, dass er wahrscheinlich frei nach hinten auswächst. In den betreffenden 2 Segmenten entwickeln sich aber keine Canälchen. Wenn hier und auch in andern Fällen der Gang als continuirlicher Strang sich vom Mesoderm ablösen soll, so möchte hier wahrscheinlich durch die enge Aneinanderlagerung der benachbarten Segmente und durch die vielleicht etwas nach hinten gerichtete Wucherung ein solcher oder eine continuirliche Falte nur vorgefäuscht werden, oder es wäre eine secundäre Bildungsweise. Nach FIELD (91) soll freilich der Gang bei *Amblystoma*, *Bufo* und *Rana* in toto aus dem Mesoderm entstehen, doch stehen dieser Angabe die genauen Angaben jener Forscher gegenüber. Hierfür spricht auch folgender Befund bei *Amblystoma*: in den 5—9 Segmenten, welche keine Nierenabschnitte entwickeln und in welchen der Gang ganz gleich wie in den vorhergehenden Segmenten durch Verdickung des somatischen Blatts entstehen soll, fand er (p. 262) auf der medialen Seite des Ganges, in der gleichen Lage wie die Urnierenanälchen, in der hintern Region segmental angeordnet Zellenmassen; er hält es für möglich, dass es rudimentäre Canälchen sind. Ich möchte eher glauben, dass es, ähnlich wie bei *Hypogeophis*, sich rückbildende Nephrotome sind, deren kleine Canälchen in die Bildung des Ganges

vielleicht aufgegangen sind, wenn derselbe sich hier wirklich aus dem Mesoderm bildet.

Die Teleosteer allein scheinen in Bezug auf die Bildung des Ganges eine besondere Stellung einzunehmen, wenn hier nicht in Folge der Schwierigkeit des Objects, besonders in Folge der wenig scharfen Abgrenzung des Mesoderms und der engen Anlagerung des Ganges an dasselbe eine Täuschung vorliegt. Nach FELIX (97) und SWAEN u. BRACHET (00) soll hier der Gang in toto aus dem Mesoderm hervorgehen, nach den letztern beiden sogar als eine continuirliche Falte der Leibeshöhle. Durch diese Bildungsweise würden diese Formen völlig isolirt dastehen, und es sind deshalb noch weitere Untersuchungen abzuwarten. Ebenso ist nach PRICE (97) und DEAN (98) noch kein klares Bild über die Entstehung des Ganges bei *Bdellostoma* zu gewinnen, doch fragt es sich nur, wie viele Canälchen betheilt sind.

Bei den vorhergehenden Betrachtungen habe ich *Amphioxus* absichtlich ganz ausser Acht gelassen, und zwar aus dem Grunde, weil diese Form, abgesehen von der Thatsache, dass ein einheitliches, segmental gebautes Excretionssystem, welches meiner Ansicht nach nicht der Vorniere der Cranioten, sondern einem Holonephros entspricht, durch den grössten Theil des Körpers sich erstreckt und dass jedes Canälchen für sich nach aussen mündet, keine Aufklärung über die Entwicklung der Vorniere und Urnieren der Cranioten giebt. Vor allem fehlt meiner Ansicht nach eine der Vornierenkammer gleichwerthige Bildung vollständig. Ich kann wenigstens nicht der Ansicht von FELIX (97) zustimmen, dass der Theil des Canälchens über welchen sich die Gefässchlingen verbreiten, einer Kammer gleich gesetzt werden kann; eine solche wäre nur in dem Theil der Leibeshöhle zu suchen, von welchem das Canälchen ausgeht, welcher Theil hier aber nicht abgegrenzt ist und nicht mit einem Glomerulus in Beziehung steht. Ich kann ebenso wie fast alle übrigen Forscher, welche sich über diesen Punkt geäußert haben, den Peribranchialraum nicht als eine dem Vornierengang gleichwerthige Bildung, wie BOVERI (92, 92a) will, betrachten, weil die unpaare ventrale Anlage vom Ektoderm und der Schluss der Falte von hinten nach vorn zu wenig den Vorstellungen entspricht, welche man sich von der Anlage des Vornierengangs durch Verschmelzung der distalen Enden der Nierenanälchen machen muss. Da ich Vorniere und Urnieren als homodynamische Theile eines Holonephros auffasse, so kann ich auch der Ansicht BOVERI's, dass in den Genital-

kammern des *Amphioxus* die Urnierenephrotome enthalten sind, nicht beipflichten.

Das Fehlen von Vornierenkammern beim *Amphioxus* könnte als primitiv gedeutet werden, in dem Sinne also, dass hier solche noch nicht gebildet seien, dass mithin, wie auch SEMON (91) und RÜCKERT (92) meinen, die Vornierenkammer der Cranioten erst secundär durch Abkapselung desjenigen Theils der Leibeshöhle entstanden sei, aus dessen lateraler Wand das Canälchen hervorgeht. Weiter könnte auch für diese Auffassung die Schilderung der Bildung der Vornierenkammer bei *Bdellostoma* durch PRICE, nach welcher sie sich als Divertikel der Leibeshöhle allmählich abschnüren, angeführt werden, und so würde man diejenigen Kammern, welche noch in breiter Communication mit der Leibeshöhle sich befinden, für die primitivern halten und die Segmentirung der Kammern für eine secundäre ansehen. Diese Auffassung kann richtig sein. Für die Cranioten, auch für *Myxine*, möchte ich aber annehmen, dass hier das Nephrotom dem segmentirten Mesoderm zugehört, weil bis jetzt keine sichere Beobachtung dafür vorliegt, dass dasselbe wirklich als Divertikel der Leibeshöhle entsteht, und weil weiter bei manchen Formen die Aufweitung der Kammer erst secundär erfolgt und besonders bei solchen Formen, bei welchen die Vorniere sicher nicht mehr auf der Stufe ihrer höchsten Entwicklung und Leistungsfähigkeit sich befindet. Damit ist freilich nicht entschieden, ob die Kammern nicht früher Theile der unsegmentirten Leibeshöhle gewesen sind, wie heute vielleicht noch beim *Amphioxus*. Aber man muss bedenken, dass, wie diese Form zeigt, ursprünglich das ganze Ursegment segmentirt gewesen ist. Deshalb scheint mir die Annahme wohl berechtigt, dass die Sonderung der Ursegmente in Urwirbel und Seitenplatten ventral von dem Theil erfolgte, aus dessen lateraler Wand das Nierencanälchen hervorging, an dessen medialer Wand die Gefässchlingen sich verbreiteten, dass also die Segmentirung der Nephrotome eine ursprüngliche ist. Sonst müsste man annehmen, dass der dorsale Theil der Leibeshöhle nachträglich wieder segmentirt worden sei. Freilich ist beim *Amphioxus* die Sonderung, wenn nicht die noch unbekanntere Entwicklung der Niere es anders zeigen sollte, dorsal vom Canälchen erfolgt. Ob wir aber die Verhältnisse der Cranioten ohne weiteres von denen des *Amphioxus* ableiten dürfen, scheint trotz mancher primitiver Charaktere desselben sehr fraglich.

Wie aber auch die Beantwortung dieser Frage ausfallen mag, principiell hat sie nichts zu thun mit der Hauptfrage, ob Vorniere und Urniere homodyname Theile eines einheitlichen Excretions-systems sind oder nicht. Denn die Antwort würde nicht nur für die Vorniere, sondern auch für die Urniere gelten.

Marburg, Februar 1902.

---

### Literaturverzeichniss.

---

- AICHEL, O. (00), Vergleichende Entwicklungsgeschichte und Stammes-geschichte der Nebennieren, in: Arch. mikr. Anat. Entw., V. 56, 1900.
- BALFOUR, F. M. (81), Handbuch der vergl. Embryologie, V. 2, Jena, 1881.
- BALFOUR and PARKER, W. N. (82), On the structure and development of *Lepidosteus*, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, V. 173, pt. 2, 1882.
- BEARD, J. (90), On the early development of *Lepidosteus osseus*, in: Proc. Roy. Soc. London, V. 46, 1890.
- (94), The pronephros of *Lepidosteus osseus*, in: Anat. Anz., V. 10, No. 6, 1894.
- BOVERI, TH. (92), Ueber die Bildungsstätte der Geschlechtsdrüsen und die Entstehung der Genitalkammern beim *Amphioxus*, in: Anat. Anz., V. 7, No. 6, 1892.
- (92a), Die Nierenanälchen des *Amphioxus*. Ein Beitrag zur Phylogenie des Urogenitalsystems der Wirbelthiere, in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., 1892.
- BRACHET, A. (98), Recherches sur le développement du cœur, des premiers vaisseaux et du sang chez les Amphibiens Urodèles (*Triton alpestris*), in: Arch. Anat. microsc., V. 2, 1898.
- BRAUER, A. (97), Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen, I., in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., 1897.
- (99), Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen, II., *ibid.* V. 12, Anat., 1899.
- (00), Zur Kenntniss der Entwicklung der Excretionsorgane der Gymnophionen, in: Zool. Anz., V. 23, No. 618, 1900.
- CHORONSHITZKY, B. (00), Die Entstehung der Milz, Leber, Gallenblase, Bauchspeicheldrüse und des Pfortadersystems bei den verschiedenen Abtheilungen der Wirbelthiere, in: Anat. Hefte, Abth. 1, V. 13, Heft 2/3, 1900.

- COLLINGE, W. E., and VINCENT, SW. (96), On the so-called suprarenal bodies in Cyclostoma, in: Anat. Anz., V. 12, No. 9 u. 10, 1896.
- DEAN, B. (98), On the development of the Californian Hag-fish, *Bdellostoma stouti* LOCKINGTON, in: Quart. J. micr. Sc., (N. S.) V. 40, 1898.
- DISSELHORST, R. (94), Der Harnleiter der Wirbelthiere, in: Anat. Hefte, Abth. 1, V. 4, 1894.
- EMERY, C. (83), Sur le rein des Mammifères, in: Arch. ital. Biol., V. 4, 1883.
- FELIX, W. (91), Die erste Anlage des Excretionssystems des Hühnchens, in: Festschr. NÄGELI u. KÖLLIKER, Zürich 1891.
- (97), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Salmoniden, in: Anat. Hefte, Abth. 1, V. 8, 1897.
- (97a), Die PRICE'sche Arbeit „Development of the excretory organs of a Myxinoid (*Bdellostoma stouti* LOCKINGTON)“ und ihre Bedeutung für die Lehre von der Entwicklung des Harnsystems, in: Anat. Anz., V. 13, No. 21 u. 22, 1897.
- FIELD, H. H. (91), The development of the pronephros and segmental duct in Amphibia, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., V. 21, 1891.
- (92), Ueber streng metamere Anlage der Niere bei Amphibien, in: Verh. D. zool. Ges., 1892, Leipzig.
- (93), Ueber die Gefäßversorgung und die allgemeine Morphologie des Glomus, in: Anat. Anz., V. 8, No. 21 u. 22, 1893.
- (94), Sur le développement des organes excréteurs chez l'Amphiuma, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 118, 1894.
- (94a), Die Vornierenkapsel, ventrale Musculatur und Extremitätenanlagen bei den Amphibien, in: Anat. Anz., V. 9, No. 23, 1899.
- FÜRBRINGER, M. (78), Zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Excretionsorgane der Vertebraten, in: Morph. Jahrb., V. 4, 1878.
- FUSARI, R. (92), Contribution à l'étude du développement des capsules surrénales et du sympathique chez le poulet et chez les mammifères, in: Arch. ital. Biol., V. 18, 1892.
- GASSER (77), Beobachtungen über die Entstehung des WOLFF'schen Ganges bei Embryonen von Hühnern und Gänsen, in: Arch. mikr. Anat., V. 14, 1877.
- (82), Ueber die Entwicklung von *Alytes obstetricans*, in: SB. Ges. Bef. ges. Naturw. Marburg, 1882, No. 5.
- GEMMILL, J. F. (97), Ueber die Entstehung des MÜLLER'schen Ganges in Amphibien, in: Arch. Anat. Physiol., Anat., 1897.
- GOETTE, A. (75), Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*), Leipzig 1875.
- (90), Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere. 5. Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges (*Petromyzon fluviatilis*), Hamburg u. Leipzig 1890.
- GREGORY, E. R. (00), Observations on the development of the excretory system in Turtles, in: Zool. Jahrb., V. 13, Anat., 1900.

- GROSCHUFF (00), Entwicklung der weiblichen Genitalien, in: Encyklop. Geburtsh. Gynäkol., Leipzig 1900.
- HATSCHKE, B. (88), Ueber den Schichtenbau von Amphioxus, in: Anat. Anz., V. 3, No. 23—25, 1888.
- HATTA, S. (00), Contributions to the morphology of Cyclostomata. II. On the development of pronephros and segmental duct in Petromyzon, in: Journ. Coll. Sc. Univ. Tokyo, V. 13, 1900.
- HERTWIG, O. (98), Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbelthiere, Jena 1898.
- HOCHSTETTER, F. (88), Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amphibien und Fische, in: Morph. Jahrb., V. 13, 1888.
- (93), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems der Amnioten. II. Reptilien (*Lacerta*, *Tropidonotus*), *ibid.* V. 19, 1893.
- (94), Ueber die Entwicklung der Abdominalvene bei *Salamandra maculata*, *ibid.* V. 21, 1894.
- (94a), Entwicklung des Venensystems der Wirbelthiere, in: Anat. Hefte, Abth. 2, 1894.
- HOFFMANN, C. K. (86), Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia, in: Z. wiss. Zool., V. 44, 1886.
- (89), Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Reptilien, *ibid.* V. 48, 1889.
- (93), Zur Entwicklungsgeschichte des Herzens und der Blutgefäße bei Selachiern, in: Morph. Jahrb., V. 19, 1893.
- (93a), Zur Entwicklungsgeschichte des Venensystems bei den Selachiern, *ibid.* V. 20, 1893.
- JANOŠIK, J. (83), Bemerkungen über die Entwicklung der Nebennieren, in: Arch. mikr. Anat., V. 22, 1883.
- JUNGERSEN, H. F. E. (93), Die Embryonalniere des Störs (*Acipenser sturio*), in: Zool. Anz., V. 16, No. 435, 1893.
- (93a), Om Udviklingen af den Müllerske Gang (Äggelederen) hos Padderne, in: Vid. Meddel. nat. For. Kjöbenhavn, (5) V. 4, 1893.
- (94), Die Embryonalniere von *Amia calva*, in: Zool. Anz., V. 17, No. 451, 1894.
- KOHN, A. (99), Die chromaffinen Zellen des Sympathicus, in: Anat. Anz., V. 15, No. 21, 1899.
- (99a), Die Nebenniere der Selachier nebst Beiträgen zur Kenntniss der Morphologie der Wirbelthiernebenniere im Allgemeinen, in: Arch. mikr. Anat. Entw., V. 53, 1899.
- LEBEDINSKY, J. (95), Ueber die Embryonalniere von *Calamoichthys calabaricus* (SMITH), in: Arch. mikr. Anat. Entw., V. 44, 1895.
- MAAS, O. (97), Ueber Entwicklungsstadien der Vorniere und Urniere bei *Myxine*, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., 1897.
- MACBRIDE, E. W. (92), The development of the oviduct in the frog, in: Quart. J. micr. Sc., (N. S.) V. 33, 1892.
- MEVES, F. (99), Ueber den Einfluss der Zelltheilung auf den Secretionsvorgang, nach Beobachtungen an der Niere der Salamanderlarve, in: Festschr. KUPFFER, Jena 1899.

- MIHALCOVICZ, G. v. (85), Untersuchungen über die Entwicklung des Harn- und Geschlechtsapparats der Amnioten, in: Internat. Monatschr. Anat. Histol., V. 2, 1885.
- MINOT, CH. (94), Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen, Leipzig 1894.
- MOLLIER, S. (90), Ueber die Entstehung des Vornierensystems bei Amphibien, in: Arch. Anat. Physiol., Anat., 1890.
- NUSSBAUM, M. (78), Ueber die Secretion der Niere, in: Arch. ges. Physiol., V. 16, 1878.
- (86), Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen. V. Mitth. Zur Kenntniss der Nierenorgane, in: Arch. mikr. Anat., V. 27, 1886.
- PRICE, G. C. (97), Development of the excretory organs of a Myxinoid, *Bdellostoma stouti* LOCKINGTON, in: Zool. Jahrb., V. 10, Anat., 1897.
- RABL, C. (87), Ueber die Bildung des Herzens der Amphibien, in: Morph. Jahrb., V. 12, 1887.
- (89), Theorie des Mesoderms, *ibid.* V. 15, 1889.
- (92), Ueber die Entwicklung des Venensystems der Selachier, in: Festschr. LEUCKART, Leipzig 1892.
- (96), Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier, in: Morph. Jahrb., V. 24, 1896.
- RABL, H. (99), Die Entwicklung und Structur der Nebennieren bei den Vögeln, in: Arch. mikr. Anat. Entw., V. 38, 1899.
- RATHKE, H. (52), Bemerkungen über mehrere Körpertheile der *Coecilia annulata*, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1852.
- RENSON, G. (83), Recherches sur le rein céphalique et le corps de WOLFF chez les Oiseaux et les Mammifères (Extrait), in: Arch. mikr. Anat., V. 22, 1883.
- RÜCKERT, J. (88), Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern, in: Arch. Anat. Physiol., Anat. 1888.
- (92), Entwicklung der Excretionsorgane, in: Anat. Hefte, Abth. 2, V. 1, 1892.
- SALENSKY, M. W. (96), Sur le développement du cœur chez les embryons de la grenouille, in: CR. 3. Congrès internat. Zool. Leyde, 1896.
- SAUER, H. (95), Neue Untersuchungen über das Nierenepithel und sein Verhalten bei der Harnabsonderung, in: Arch. mikr. Anat. Entw., V. 46, 1895.
- SCHWINK (91) Untersuchungen über die Entwicklung des Endothels und der Blutkörperchen der Amphibien, in: Morph. Jahrb., V. 17, 1891.
- SEDGWICK, A. (80), Development of the kidney in its relation to the Wolffian body in the chick, in: Quart. J. micr. Sc., (N. S.) V. 20, 1880.
- (81), On the early development of the anterior part of the Wolffian duct and body in the chick, together with some remarks on the excretory system of the Vertebrata, *ibid.* V. 21, 1881.
- SEMON, R. (90), Ueber die morphologische Bedeutung der Urniere in ihrem Verhältniss zur Vorniere und Nebenniere und über ihre Verbindung mit dem Genitalsystem, in: Anat. Anz., V. 5, No. 16 u. 17, 1890.

- SEMON, R. (91), Studien über den Bauplan des Urogenitalsystems der Wirbelthiere. Dargelegt an der Entwicklung dieses Organsystems bei *Ichthyophis glutinosus*, Jena.
- SEMON, R. (96), Das Excretionssystem der Myxinoiden in seiner Bedeutung für die morphologische Auffassung des Urogenitalsystems, Festschr. GEGENBAUR, Leipzig 1896.
- SEMPER, C. (75), Das Urogenitalsystem der Plagiostomen und seine Bedeutung für das der übrigen Wirbelthiere, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 2, 1875.
- SOBOTTA, J. (94), Die Entwicklung der Vorniere der Salmoniden, in: Anat. Anz., V. 10, No. 10, 1894.
- SPENGLER, J. W. (76), Das Urogenitalsystem der Amphibien, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 3, 1876.
- (97), Die Excretionsorgane von Myxine, in: Anat. Anz., V. 13, No. 1 u. 2, 1897.
- SRDINKO, O. V. (00), Bau und Entwicklung der Nebenniere bei Anuren, in: Anat. Anz., V. 18, Heft 20 u. 21, 1900.
- STILLING, H. (98), Zur Anatomie der Nebennieren, 2. Mitth., in: Arch. mikr. Anat. Entw., V. 52, 1898.
- STRAHL, H. (86), Ueber den WOLFF'schen Gang und die Segmentalbläschen bei *Lacerta*, in: SB. Ges. Bef. ges. Naturw. Marburg, 1886, No. 3.
- SWAEN, A., et BRACHET, A. (00), Etude sur les premières phases du développement des organes dérivés du mésoblaste chez les poissons téléostéens, in: Arch. Biol., V. 16, 1900.
- VALENTI, G. (00), Sopra i rapporti di sviluppo fra la capsula del pro-nefrio, la muscolatura ventrale e la muscolatura degli arti negli Anfibi (*Axolotl*), in: Verh. anat. Ges., 1900.
- VAN WIJHE, J. W. (89), Ueber die Mesodermsegmente des Rumpfes und die Entwicklung des Excretionssystems bei Selachiern, in: Arch. mikr. Anat., V. 33, 1889.
- (98), Ueber die Betheiligung des Ektoderms an der Bildung des Vornierenganges bei Selachiern, in: Verh. anat. Ges., 12. Vers., 1898.
- VINCENT, Sw. (97), On the morphology and physiology of the suprarenal capsules in fishes, in: Anat. Anz., V. 13, No. 1 u. 2, 1897.
- (97a), On the suprarenal capsules and the lymphoid tissue of Teleostean fishes, *ibid.* V. 14, No. 5, 1897.
- (98), Contributions to the comparative anatomy and histology of the suprarenal capsules. The suprarenal bodies in Fishes and their relation to the so-called head-kidney, in: Trans. zool. Soc. London, V. 14, 1898.
- (98a), The comparative histology of the suprarenal capsules, in: Internat. Monatschr. Anat. Histol., V. 15, 1898.
- WELDON, W. F. R. (83), Note on the early development of *Lacerta muralis*, in: Quart. J. micr. Sc., (N. S.) V. 23, 1883.
- WHEELER, W. M. (99), The development of the urinogenital organs of the Lamprey, in: Zool. Jahrb., V. 13, Anat., 1899.

- WIEDERSHEIM, R. (79), Die Anatomie der Gymnophionen, Jena 1879.  
— (90), Ueber die Entwicklung des Urogenitalapparats bei Crocodilen und Schildkröten, in: Arch. mikr. Anat., V. 36, 1890.  
— (98), Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere, Jena 1898.
- WILSON, GR. (97), The development of the Müllerian duct in Amphibians, in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, V. 38, 1897.
- ZIEGLER, H. E. (82), Die embryonale Entwicklung von Salmo salar, Inaug.-Diss. Freiburg 1882.  
— (98), Ueber den derzeitigen Stand der Cölomfrage, in: Verh. D. zool. Ges., 8. Vers., 1898.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1—20.

## Allgemein gültige Buchstaben.

<i>ao</i> Aorta	<i>ntr</i> <sub>1</sub> , <i>ntr</i> <sub>2</sub> primärer, secundärer Nephrotomaltrichter
<i>cb</i> Cutisblatt	<i>o</i> gemeinsame Oeffnung für das primäre und secundäre Urnierencanälchen in den Gang
<i>ch</i> Chorda	<i>onv</i> zuführende Nierenvene
<i>cv</i> Cardinalvene	<i>ptr</i> Peritonealcanal
<i>cv</i> <sub>1</sub> Aussackung der Cardinalvenen	<i>ptr</i> <sub>1</sub> , <i>ptr</i> <sub>2</sub> , <i>ptr</i> <sub>3</sub> primärer, secundärer, tertiärer Peritonealcanal
<i>d</i> Darm	<i>ptr</i> <sub>a</sub> äusserer Peritonealtrichter
<i>dv</i> Darmdottervene	<i>ptr</i> <sub>a1</sub> , <i>ptr</i> <sub>a2</sub> primärer, secundärer äusserer Peritonealtrichter
<i>dbl</i> Endblase	<i>ptr</i> <sub>i</sub> innerer Peritonealtrichter
<i>ec</i> Ektoderm	<i>ptr</i> <sub>i1</sub> , <i>ptr</i> <sub>i2</sub> primärer, secundärer innerer Peritonealtrichter
<i>en</i> Entoderm	<i>ptv</i> <sub>1</sub> , <i>ptv</i> <sub>2</sub> u. s. w. erste, zweite u. s. w. Peritonealverbindung
<i>fk</i> Fettkörper	<i>rcv</i> rechte Cardinalvene
<i>gbl</i> Gallenblase	<i>rdv</i> rechte Darmdottervene
<i>ge</i> Genitaldrüse	<i>s</i> somatisches Blatt
<i>gf</i> arterielles Gefäss	<i>s</i> <sub>1</sub> splanchnisches Blatt
<i>gl</i> Glomerulus	<i>sch</i> Subchorda
<i>h</i> Herz	<i>scl</i> Scleralblatt
<i>l</i> Leibeshöhle	<i>syz</i> sympathische Zellen
<i>lcv</i> linke Cardinalvene	<i>t</i> Tube des MÜLLER'schen Ganges
<i>ldv</i> linke Dottervene	<i>tr</i> Trachea
<i>le</i> Leber	<i>urn</i> Urniere
<i>mb</i> Muskelblatt	<i>urn</i> <sub>1</sub> , <i>urn</i> <sub>2</sub> primäres, secundäres Urnierencanälchen
<i>mg</i> MÜLLER'scher Gang	<i>urn</i> <sub>I</sub> , <i>urn</i> <sub>II</sub> , <i>urn</i> <sub>III</sub> Anlage eines primären, secundären, tertiären Urnierenabschnitts
<i>mk</i> <sub>1</sub> , <i>mk</i> <sub>2</sub> primärer, secundärer MALPIGHI'scher Körper	
<i>mr</i> Medullarrohr	
<i>ms</i> <sub>1</sub> , <i>ms</i> <sub>2</sub> etc. erster, zweiter etc. Urwirbel oder nach Abschnürung des Nephrotoms auch Scleromyotom	
<i>n</i> Nephrotom	
<i>nn</i> nicht nervöser Theil der Nebenierniere	
<i>ntr</i> Nephrotomaltrichter	

$vaf_1$ , $vaf_2$ primäres, secundäres Vas afferens	däre und tertiäre Urnierenanälchen
$vc$ Hohlvene	$vk$ Pronephridialkörper
$vc_1$ ventraler Ast der Hohlvene	$vn$ Vorniere
$vcd$ Caudalvene	$vn_1$ , $vn_2$ u. s. w. erstes, zweites Vornierenanälchen
$vcv$ vordere Cardinalvene	$vp$ Pfortader
$vd$ Vorderdarm	1, 2, 3, 4, 5 Stücke des Vor- und Urnierenanälchens.
$vg$ Vornierengang	
$vg_1$ , $vg_2$ Ausbuchtung für das secun-	

Die Figg. 150 u. 151 beziehen sich auf *Hypogeophis alternans*, alle übrigen auf *H. rostratus*.

## Tafel 1.

Vergr. für alle Figuren: ZEISS D, Oc. 2.

Fig. 1. Querschnitt durch das 4. Ursegment, Anlage des 1. Vornierenanälchens. Embryo mit 9 Segmenten. Stad. 5.

Fig. 2. Querschnitt durch das 1. Nephrotom und das 1. Vornierenanälchen. Embryo mit 20 Segm. Stad. 9.

Fig. 3 u. 4. Querschnitte durch das 2. Nephrotom und das 2. Vornierenanälchen. Stad. wie Fig. 2.

Fig. 5. Längsschnitt durch die 3 ersten Nephrotome, durch die beiden ersten Vornierenanälchen und den Vornierengang. Embryo mit 18 Segm. Stad. 9.

Fig. 6. Längsschnitt durch das hintere Ende des auswachsenden Vornierengangs. Stad. wie Fig. 5.

Fig. 7. Querschnitt durch das Ende des auswachsenden Vornierengangs. Embryo mit 16 Segm. Stad. 8.

Fig. 8. Querschnitt durch das 5. Segment, 2. Nephrotom und durch die Anlage des 2. Vornierenanälchens. Embryo mit 15 Segm. Stad. 7.

Fig. 9. Querschnitt durch das distale Ende des 2. und 3. Vornierenanälchens. Stad. wie Fig. 8.

Fig. 10. Querschnitt durch das 1. Nephrotom und das 1. Vornierenanälchen. Embryo mit 32 Segm. Stad. 16.

## Tafel 2.

Vergr. Fig. 11—20, 22, 26: ZEISS D, Oc. 2; Fig. 21, 23, 25 und 27: ZEISS Imm.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2.

Fig. 11. Querschnitt durch das 1. Nephrotom und das 1. Vornierenanälchen. Embryo mit 29 Segm. Stad. 12.

Fig. 12. Querschnitt durch das Gebiet zwischen dem 4. und 5. Segment. Embryo mit 33 Segm. Stad. 16.

Fig. 13. Querschnitt durch das 1. Nephrotom und das 1. Vornierenanälchen. Embryo mit 45 Segm. Stad. 19.

Fig. 14. Das 8. Nephrotom und das 8. Vornierenanälchen. Stad. 16.

Fig. 15. Das 1. Nephrotom und das 1. Vornierenanälchen. Stad. 21.

Fig. 16. Wie Fig. 15. Stad. 36.

Fig. 17. Das 2. Nephrotom, das erste Stück des Canälchens und der Peritonealcanal. Stad. 21.

Fig. 18. Das 6. Nephrotom, das erste Stück des Canälchens und der Peritonealcanal. Stad. 20.

Fig. 19. Das 4. Nephrotom, das erste Stück des Canälchens und der Peritonealcanal. Stad. 22.

Fig. 20. Das 7. Nephrotom, das erste Stück des Canälchens und der Peritonealcanal. Stad. 39.

Fig. 21. Peritonealcanal und das erste Stück des 3. Vornierencanälchens. Stad. 33.

Fig. 22. Uebergang des ersten in das zweite Stück eines Vornierencanälchens. Stad. 39.

Fig. 23. Querschnitt durch das zweite Stück eines Vornierencanälchens. Stad. 30.

Fig. 24. Querschnitt durch das dritte Stück eines Vornierencanälchens. Stad. wie Fig. 23.

Fig. 25. Querschnitt durch den Vornierengng etwas hinter der Vorniere. Stad. wie Fig. 23.

Fig. 26. Querschnitt durch das zweite Stück des 1. Vornierencanälchens. Stad. 36.

Fig. 27. Rudimentär ausgebildeter Peritonealcanal. Stad. 33.

#### Tafel 3.

Vergr. Fig. 28—30, 32, 35—37, 42: ZEISS D, Oc. 2; Fig. 31, 33, 34, 38—41: Imm.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2.

Fig. 28. Querschnitt durch den 2. Vornierenabschnitt. Stad. 30.

Fig. 29. Querschnitt durch die 7. und 8. Vornierenkammer. Stad. 39.

Fig. 30. Längsschnitt durch die Vornierenkammer 2—6. Stad. 27.

Fig. 31—36. Bildung der Pronephridialkörper. Fig. 31, 33, 34: Stad. 19; Fig. 32: Stad. 17; Fig. 35: Stad. 20; Fig. 36: Stad. 20.

Fig. 37. Querschnitt durch die 4. und 5. Vornierenkammer. Stad. 35.

Fig. 38—41. Pronephridialkörper.

Fig. 42. Querschnitt durch die 3. und 4. Vornierenkammer. Stad. 35.

#### Tafel 4.

Vergr. Fig. 43—46, 48—60: ZEISS D, Oc. 2; Fig. 47: Imm.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2.

Fig. 43—49. Stadien der Rückbildung der Vornierenkammern, Fig. 48 auch der Canälchen. Fig. 43: Stad. 41; Fig. 44: Stad. 40; Fig. 45: Stad. 43; Fig. 46: Stad. 42; Fig. 47: Stad. 43; Fig. 48: Stad. 44; Fig. 49: Stad. 46.

Fig. 50—52. Stadien der Rückbildung der Vornierencanälchen. Fig. 50: Stad. 46; Fig. 51: Stad. zwischen 46 und 47; Fig. 52: Stad. 47.

Fig. 53—55. Querschnitte durch die Nephrotome 9—11. Stad. 16.

Fig. 56 u. 57. Querschnitte durch die Nephrotome 11 und 12. Stad. 22.

Fig. 58. Querschnitt durch das Nephrotom 14. Stad. 19.

Fig. 59—60. Querschnitte durch die Nephrotome 10 und 11. Stad. 24.

#### Tafel 5.

Vergr. Fig. 61—72, 75—83: ZEISS D, Oc. 2; Fig. 73 und 74: Imm.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2.

Fig. 61—64. Querschnitte durch die Nephrotome 12, 13, 23 und 25. Stad. wie Fig. 59 u. 60.

Fig. 65—72. Stadien der Rückbildung der Nephrotome der Zwischenzone. Stad. 30.

Fig. 73—74. Nephrotome der Zwischenzone in Rückbildung. Fig. 73: Stad. 31; Fig. 74: Stad. 28.

Fig. 75—83. Ausbildung der primären Urnierenabschnitte. Fig. 75: Stad. 25; Fig. 76: Stad. 25, Segm. 28; Fig. 77: Stad. 24, Segm. 28; Fig. 78: Stad. 24, Segm. 30; Fig. 79: Stad. 30, Segm. 41; Fig. 80: Stad. 30, Segm. 31; Fig. 81: Stad. 33, Segm. 32; Fig. 82: Stad. 27, Segm. 42; Fig. 83: Stad. 35, Segm. 33.

#### Tafel 6.

Vergr. Fig. 84—86, Fig. 93—106: ZEISS D, Oc. 2; Fig. 87—92: Imm.  $\frac{1}{12}$ , Oc. 2.

Fig. 84. Stadium der Ausbildung der primären Urnierenabschnitte. Segm. 31.

Fig. 85 u. 86. Primäre MALPIGHI'sche Körper der Urniere. Stad. zwischen 40 und 41.

Fig. 87. Erstes und zweites Stück eines Urnierenanälchens. Stad. 41.

Fig. 88. Schnitt durch das zweite Stück eines Urnierenanälchens. Stad. 41.

Fig. 89. Schnitt durch das dritte Stück eines Urnierenanälchens. Stad. 41.

Fig. 90—92. Schnitte durch das vierte und fünfte Stück und durch die Einmündungsstelle eines primären Urnierenanälchens in den Vornierengang. Stad. 45.

Fig. 93—96. Längsschnitte; Bildung des secundären Nephrotoms.

Fig. 97, 99—103. Querschnitte; Bildung des tertiären Nephrotoms und der Ausbuchtung des Vornierengangs für das secundäre und tertiäre Urnierenanälchen. Fig. 97: Stad. 41; Fig. 99: Stad. 40; Fig. 100: Stad. 41; Fig. 101: Stad. 44; Fig. 102: Stad. 45; Fig. 103: Stad. 46.

Fig. 98. Längsschnitt durch zwei Urnierensegmente. Stad. 30.

Fig. 104a—c, 105—106. Ausbildung des secundären Urnierenabschnitts. Fig. 104: Stad. 42; Fig. 105—106: Stad. 45.

## Tafel 7.

Vergr. ZEISS D, Oc. 2.

Fig. 107—109. Ausbildung des secundären Urnierenabschnitts.

Fig. 107: Stad. 45; Fig. 108: Stad. 46; Fig. 109: Stad. 45.

Fig. 110. Längsschnitt durch ein Urnierensegment. Stad. 47.

Fig. 111. Querschnitt durch das letzte (101.) Nephrotom. Stad. 33.

Fig. 112. Querschnitt durch das 4. Nephrotom vor der Einmündung des Vornierengangs in die Kloake. Stad. 38.

Fig. 113. Das 6., Fig. 114 das 7. Nephrotom vor dem Ende des Vornierengangs in Rückbildung. Stad. 38.

Fig. 115 u. 116. Verbindung zwischen dem primären und secundären Peritonealcanal. Stad. 44.

Fig. 117. Verbindung des tertiären Peritonealcanals mit dem secundären. Stad. 46.

Fig. 118. Secundäres Urnierenephrotom. Stad. 40.

Fig. 119. Secundäres Urnierenephrotom mit Peritonealcanal aus dem vordern Theil der Urniere. Stad. 39.

Fig. 120. Verbindung des tertiären mit dem secundären Peritonealcanal. Stad. 47.

Fig. 121 u. 122. Primärer Urnierenabschnitt in Rückbildung, mit dem MALPIGHI'schen Körper, dem Rest des Peritonealcanals und (Fig. 122) mit dem secundären Nephrotom. Stad. 36.

Fig. 123. Querschnitt durch Reste der Vorniere und des vordern Theils der Urniere. Stad. 49.

Fig. 124—125. Anlage des nicht nervösen Theils der Nebenniere. Stad. 25 und 22.

## Tafel 8.

Vergr. ZEISS D, Oc. 2.

Fig. 126—128. Anlage des nicht nervösen Theils der Nebenniere.

Fig. 126: Stad. 25; Fig. 127 u. 128: Stad. 22.

Fig. 129—134. Bildung des nervösen Theils der Nebenniere.

Fig. 129: Stad. 34; Fig. 130: Stad. 35; Fig. 131: Stad. 45; Fig. 132: Stad. 45; Fig. 133 u. 134: Stad. 35.

Fig. 135—141. Querschnitte durch die Nebennieren. Fig. 135: Stad. 39; Fig. 136: Stad. 40; Fig. 137: Stad. 43; Fig. 138: Stad. 39; Fig. 139: Stad. 41; Fig. 140: Stad. 39; Fig. 141: Stad. 47.

Fig. 142, 143a—c. Anlage der Tube des MÜLLER'schen Ganges. Fig. 142: Stad. 33; Fig. 143: Stad. 35.

## Tafel 9.

Vergr. ZEISS D, Oc. 2.

Fig. 144—148. Bildung des MÜLLER'schen Ganges. Fig. 144a—c: Schnitte durch die Anlage der Tube; Fig. 144d: Schnitt durch den Anfang des Ganges; Fig. 144e: Schnitt durch das Peritoneum hinter dem Ende des Ganges. Stad. 38. Fig. 145: Längsschnitt durch den

MÜLLER'schen Gang. Stad. 36. Fig. 146a: Schnitt durch das Ende des Ganges; Fig. 146b: durch die dem Ende des Ganges folgende Partie. Stad. 39. Fig. 147a u. 147b: Schnitte durch das Ende des Ganges und durch die diesem folgende Partie. Stad. 45. Fig. 148: Schnitt durch die Tube. Stad. 41.

## Tafel 10—20.

Fig. 149—154 auf Taf. 10 und Fig. 155 u. 156: Reconstructionen von Stadien der Vorniere, Fig. 150 u. 151 von *H. alternans*, die übrigen von *H. rostratus*. 116 : 1. Fig. 149: Stad. 7, 15 Segm.; Fig. 150: Stad. 7, 12 Segm.; Fig. 151: Stad. 8, 16 Segm.; Fig. 152: Stad. 9, 20 Segm.; Fig. 153: Stad. 11, 27 Segm.; Fig. 154: Stad. 12, 29 Segm.; Fig. 155: Stad. 16, 38 Segm.; Fig. 156: Stad. 19, 45 Segm.

Fig. 157—171 auf Taf. 10—12: Reconstructionen von Vornierenabschnitten aus Querschnitten. 240 : 1. Fig. 157: Stad. 12; Fig. 158: Stad. 16; Fig. 159: Stad. 20; Fig. 160—162: Stad. 16; Fig. 163 u. 164: Stad. 20; Fig. 165: Stad. 22; Fig. 166: Stad. 33; Fig. 167: Stad. 35; Fig. 168: Stad. 22; Fig. 169: Stad. 38.

Fig. 172 auf Taf. 12. Die 7 ersten Nephrotome einer Vorniere des Stad. 17. Combination aus mehreren Längsschnitten. 192 : 1.

Fig. 173—180 auf Taf. 12—14. Combinationen aus mehreren Längsschnitten durch die Vorniere, Zwischenzone und den Anfang der Urnieren, um die Zusammenschiebung der ventralen Organe zu zeigen. Fig. 173—175: 68 : 1; Fig. 176—180: 85 : 1. Fig. 173: Stad. 30; Fig. 174: Stad. 36; Fig. 175: Stad. 41; Fig. 176: Stad. 45; Fig. 177: Stad. 45; Fig. 178—180: Stad. 47—48.

Fig. 181—182 auf Taf. 15. Combinationen aus mehreren Längsschnitten: Trennung der Nephrotome von den Scleromyotomen und Vorniere. Fig. 181: Stad. 12, 116 : 1; Fig. 182: Stad. 20, 192 : 1.

Fig. 183—185 auf Taf. 15—16. Vorderer Theil der Nebenniere; Combinationen aus mehreren Längsschnitten. 116 : 1. Fig. 183: Stad. 45; Fig. 184 u. 185: Stad. 47.

Fig. 186—193 auf Taf. 14—17. Reconstructionen der Zwischenzone aus Querschnitten. 116 : 1. Fig. 186: Stad. 22; Fig. 187: Stad. 27; Fig. 188: Stad. 33; Fig. 189: Stad. 35; Fig. 190: Stad. 36; Fig. 191: Stad. 39; Fig. 192: Stad. 41; Fig. 193: Stad. 42.

Fig. 194—196 auf Taf. 17 u. 18. Reconstructionen der letzten Urnierenabschnitte aus Querschnitten. 192 : 1. Fig. 194: Stad. 40; Fig. 195: Stad. 44; Fig. 196: Stad. 47.

Fig. 197—207 auf Taf. 13, 14 u. 18—20. Reconstructionen der hintern grossen Venen aus Querschnitten. 40 : 1. Fig. 197: Stad. 13; Fig. 198: Stad. 16; Fig. 199: Stad. 20; Fig. 200: Stad. 25; Fig. 201: Stad. 30; Fig. 202: Stad. 35; Fig. 203: Stad. 35; Fig. 204: Stad. 39; Fig. 205: Stad. 40; Fig. 206: Stad. 45; Fig. 207: Stad. 48.

# Zur Kenntniss des Excretionsgefäß-Systems der Cestoden und Trematoden.

Von

**Georg Bugge,**

Thierarzt aus Alt-Landsberg.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

---

Hierzu Tafel 21—24.

I. Theil.

**Cestoden.**

In dem auf der 6. Jahresversammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zu Bonn im Jahre 1896 gehaltenen Vortrag hat BLOCHMANN schon die Vermuthung ausgesprochen, dass die Wimperflammen nicht aus umgewandelten Parenchymzellen entstehen, die ihre Capillaren an den Hauptstamm zur Verbindung senden, sondern im Gegentheil sich von Zellen ableiten lassen, die auf der Aussenfläche der Stämme gelegen sind und, indem sie zu Wimperflammen werden, allmählich an ihren endgültigen Ort wandern.

Die folgende Untersuchung beschäftigt sich mit der Histologie der Stämme des Wassergefäßsystems, der Entwicklung der Wimperflammen und deren feinem histologischen Bau. Bevor ich über die Befunde berichte, sei es mir an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. F. BLOCHMANN für die stete Förderung und mannigfache Anregung, die mir während meiner Arbeit im hiesigen Zoologischen Institut in jeder Hinsicht zu Theil wurde, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen. Desgleichen ist es mir ein Bedürfniss, Herrn Prof. Dr. R. HESSE für seine jeder Zeit freundliche Berathung und Unterstützung meinen herzlichsten Dank abstaten zu dürfen.

## **Material und Methoden.**

Zur Untersuchung wurden folgende mir zugängliche Cestoden herangezogen:

*Taenia crassicolis* RUD.

*Taenia expansa* RUD.

*Ligula simplicissima* RUD.

*Cysticercus fasciolaris* RUD.

*Cysticercus tenuicollis* RUD.

*Coenurus cerebralis* RUD.

Die frischen Objecte wurden mit kalter, 5proc. Sublimatlösung und 5proc. Eisessig getödtet und gehärtet. Nach 6—12 Stunden wurden die Stücke aus dieser Lösung nach Abspülen in 30- 50- bis 90proc. Alkohol übergeführt und aufbewahrt. Meine besten Färbungen erhielt ich an 3—10  $\mu$  dicken Schnitten, aus denen, kurz vor der Färbung, das Sublimat durch Iod-Iodkalilösung entfernt wurde. Die HEIDENHAINsche Bordeaux-Eisen-Hämatoxylinmethode verwendete ich fast ausnahmslos bei meinen Untersuchungen, jedoch färbte ich dann ausserdem mit Eosin oder Fuchsin zuweilen vor. Am meisten wurde die erste Methode benutzt. Ich gelangte bei Anwendung gleicher Reagentien je nach der Dauer der verschiedenen Vorbehandlung und Differenzirung zu sehr verschiedenen Ergebnissen. Die einen Präparate lassen diese, die andern jene Verhältnisse besonders scharf hervortreten. Ausgiebige Vorfärbung mit Bordeaux-Roth oder Eosin ist z. B. günstig für die Darstellung der Flammen selbst, während intensive Eisen-Hämatoxylinfärbung die Ausläufer der Terminalzellen, die Trichter und die Capillaren mit der anliegenden „vierten Zelle“ klar wiedergiebt.

Zur Aufklärung der Epithelverhältnisse der Sammelröhren versuchte ich zweimal an frischem Material Injectionen mit 1proc. salpetersaurer Silberlösung, die mit Säurefuchsin ein wenig gefärbt war, ohne dabei eine deutliche Imprägnirung von Zellgrenzen an der Wand der Sammelröhren zu erhalten.

Ich werde im ersten Theil der Arbeit die Untersuchungen über Cestoden und im zweiten über Trematoden niederlegen.

Die Arbeit wurde im Zoologischen Institut der Königlich Württembergischen Universität unter Leitung des Herrn Prof. Dr. F. BLOCHMANN in der Zeit vom November 1899 bis Juni 1900 angefertigt.

Ich werde im ersten Theil der Reihe nach behandeln:

- I. Die Sammelröhren mit ihren Klappen;
- II. Die Entwicklung der Wimperflammen;
- III. Den feinern Bau der Wimperflammen;
- IV. Das Verhalten der Capillaren und ihren histologischen Bau;
- V. Die Foramina secundaria bei *Cysticercus fasciolaris*.

## I. Sammelröhren.

Die einzelnen Theile des Excretionsapparats werden in der Literatur mit sehr verschiedenen Namen belegt. Ich werde deshalb in

meiner Beschreibung dem Vorgange BRAUN's (in: BRONN, Classen und Ordnungen des Thierreichs) folgen, der unter Sammelröhren die grossen Stämme des Wassergefässsystems versteht und darin Hauptstämme, Nebenzstämme und Queranastomosen unterscheidet.

Die ganze Proglottidenkette der am eingehendsten von mir untersuchten Tänien wird zu beiden Seiten des platten Körpers von je zwei Längsgefässen, den Haupt- und Nebenzstämmen, durchzogen, die in dem kleinen Bogen des von der Transversalmusculatur begrenzten Raumes gelegen sind. In jeder Proglottis werden die beiden Hauptstämme (ventrales Gefäss) durch eine einfache Anastomose bei *Taenia expansa* verbunden, dagegen entspringt bei *T. crassicollis* die Queranastomose mit zwei Wurzeln aus dem Hauptstamm, die beiderseits den Nebenzstamm (dorsales Gefäss) umfassen. Im Scolex gehen die beiden Längsstämme jederseits durch dorsoventral verlaufende Schlingen in einander über.

Wenden wir uns nach dieser für die Untersuchung in Betracht kommenden Uebersicht der Wand der Sammelröhren zu, so sehen wir, dass die letzten Untersuchungen über diesen viel umstrittenen Punkt übereinstimmendere Resultate geliefert haben.

STEUDENER (51) hat sich zuerst mit den Strukturverhältnissen der Sammelröhren genauer befasst und stellte für *T. serrata* fest, dass die „Wassergefässe aus einer feinen structurlosen Membran bestehen“, und fand bisweilen an deren „Innenfläche einen zarten, feinkörnigen Belag, in welchem platte, helle, durch Purpurin sich roth färbende Kerne eingelagert waren“. KAHANE (20) kann nach eingehenden Untersuchungen keine Unterscheidungsmerkmale zwischen den der Canalwand anliegenden Zellen und den Parenchymzellen erkennen. „Im Gegensatz zu diesen bisherigen Darstellungen“, schreibt PINTNER (38), „muss ich betonen, dass die Hauptstämme des Wassergefässsystems ein wohl ausgebildetes Epithel besitzen, das zweifellos als Matrix ihrer glas hellen, homogenen Membran aufzufassen ist.“ In den nächsten Arbeiten von RIEHM (44), ROBOZ (45) und WILL (58) werden diese Epithelzellen der Wand in Abrede gestellt, und genannte Autoren halten die den Sammelröhren anliegenden Zellen für „einfache Bindegewebszellen“ (ROBOZ), weil sie sich durch Fortsätze mit den Parenchymzellen verbinden und sich von den letztern gar nicht scheiden lassen, welche Meinung auch schon KAHANE vertrat. Alle folgenden Beobachter, HAMANN (15), ZSCHOKKE (62), LÖNNBERG (25—27), STILES (52) und Andere erwähnen ausnahmslos deutliche Epithelzellen, die, wie PINTNER (37) als erster ganz bestimmt hervorhebt, ausserhalb der

Membran gelegen sind. Die genauere Beschreibung dieser Epithelzellen der Wand weicht in manchen Punkten bei den einzelnen Autoren von einander ab, auch ich habe diese Erfahrung gemacht. Indessen ändern geringe Verschiedenheiten in der Form und Zahl der Epithelzellen nichts an dem Bau der Gefässwand und an der Zugehörigkeit zu derselben.

STEUDENER'S Meinung steht darin allen andern Untersuchern entgegen, dass er die Kerne innerhalb der structurlosen Membran angeht, was auch seine Zeichnungen deutlich zeigen. Ich glaube, STEUDENER (51) hat Inhaltmassen der Excretionsgefässe, die bei Färbung körnig erscheinen und grössere und kleinere Klümpchen einschliessen, für einen kernhaltigen Belag der Sammelröhren angesehen.

*T. expansa* zeigt bei weitem am klarsten von den von mir untersuchten Cestoden den genauern histologischen Bau der Wand der Sammelröhren. Auf einem Schnitt durch eine Queranastomose (Fig. 5) und den Hauptstamm (Fig. 21, 25, 29) fand ich flache, der Cuticula unmittelbar anliegende Zellen, deren grosser Kern ein wenig gegen das Parenchym vorspringt und sowohl gegen die Cuticula als auch gegen das Parenchym nur von einer geringen Plasmaschicht bedeckt ist. Von dem Kern aus verdünnt sich das Protoplasma der Zellen nach beiden Seiten (Fig. 5, 29), so dass sie uns auf dem Flächenschnitt als grosse, flache Zellen (Fig. 4, 6) entgegentreten. Es ist mir weder gelungen, bei der HEIDENHAIN'schen Eisen-Hämatoxylinmethode an Schnitten eine scharfe Grenze zwischen benachbarten Zellen aufzufinden, noch waren bei Silberinjectionen in die Sammelröhren am lebenden Thier Zellgrenzen auf Flächenschnitten mit Sicherheit nachzuweisen, sondern das Plasma der einzelnen Zellen schien mir in einander überzugehen, so dass ich PINTNER (38) nach meinen Beobachtungen darin beistimmen muss: „die Cuticula sei von einer gleichmässigen, ununterbrochenen Schicht Protoplasma bedeckt, in das in ziemlich gleichmässigen Abständen linsenförmige, mit Kernkörperchen versehene Kerne eingelagert sind“. Zu der gleichen Ueberzeugung ist auch LÖNNBERG (26) für *Amphiptyches urna* GRUB. gelangt, wo er in dem Protoplasmamantel der Membran einen Rest der Zellen erblickt, die die Wandmembran abgeschieden haben. Hinzufügen kann ich diesen Beobachtungen nur noch, dass das Plasma der Zellen nicht in gleicher Mächtigkeit die Cuticula röhrenartig umschliesst, sondern dass um die Kerne sich das Plasma anhäuft, dagegen in der Mitte zwischen zwei Kernen als einen schmalen Saum die Cuticula begleitet,

also sie wellig umlagert, wie ein Querschnitt deutlich erkennen lässt (Fig. 5, 29).

In Fig. 4, 6 sehen wir auf Flächenschnitten Zellkerne von einem sich deutlich gegen die Umgebung abhebenden dunklern Plasmahof umgeben. Das Hervortreten dieses Protoplasmas in der Nähe der Kerne ist wohl durch die Dicke der Plasmaschicht in der Nachbarschaft der Kerne bedingt, das sich stärker tingiert als die dünne Plasmaschicht zwischen den Kernen mit dem darüber liegenden Parenchymgewebe. Ausläufer dieser Epithelzellen der Wand, wie PINTNER (38, tab. 5, fig. 1) für *Tetrarhynchus longicollis* angiebt, gegen das Parenchym, habe ich nicht beobachtet. Vielmehr erschienen die Wandzellen gegen das Parenchym abgerundet und dort, wo die Maschen des Parenchyms auf die Epithelzellen stossen, von einer undeutlichen, theilweise unterbrochenen feinen Plasmaschicht von aussen her bedeckt.

Zu fast gleichen Ergebnissen gelangte ich an den Excretionsgefässen der Blase von *Cyst. fasciolaris*. Auch an den dorsoventralen Schleifen des Wassergefässsystems im Scolex von *T. crassicollis* sind ähnliche Bilder vorhanden, jedoch tritt hier schon der Kern von der Cuticula weiter zurück. Dieses Zurückweichen des Kerns und des ihn umgebenden Zellplasmas schreitet bei *T. crassicollis* vom Scolex bis zu den ausgewachsenen Proglottiden fort, so dass wir schliesslich folgende Bilder (Fig. 3, 7) erhalten. Hier haben wir Zellen, bei denen das den Kern umgebende Plasma stielartig mit dem Plasmabelag der Sammelröhren in Verbindung steht. Am weitesten ausgebildet ist der Zustand an den Nebenstämmen, wo der Stiel (Fig. 1, 2) zu einem langen, dünnen Faden ausgezogen ist. Diese Halsbildung der Wandzellen am Nebenstamm ist vielleicht durch Raumrücksichten bedingt, da hier durch ein secundäres Auftreten von Capillaren, die sich von denen des Hauptstamms ableiten und ausser ihrer Endigung in den Hauptstamm noch in den Nebenstamm einmünden, die Zahl der Capillaren vermehrt wird (siehe später). Andererseits wird durch eine, dem Nebenstamm unmittelbar aufliegende eigene Musculatur noch weiter der Raum für die Zellen beschränkt, und schliesslich finden wir das Lumen der Nebenstämme in den reifen Proglottiden sich immer mehr verringern, so dass es in ganz reifen Proglottiden bis auf eine noch eben erkennbare Weite geschwunden ist.

Auf gleiche Umstände ist sicher auch bei *T. crassicollis* dieses Zurückweichen der Zellen von den Sammelröhren in die Tiefe schon an jüngern Stadien zurückzuführen. Auch bei *T. expansa*, wo wir

einen ausserordentlich lockern histologischen Bau im Vergleich zu *T. crassicollis* antreffen, hat die Anhäufung der Zellen auf einen engen Raum, wie sie in der Nähe des Scolex vorhanden ist, die entsprechende Folge, nämlich, dass die Zellkerne mehr in die Tiefe sich einsenken und stielartige Protoplasmaverbindungen zu dem Protoplasmabelag der Sammelröhren entsenden. Einen Besatz der Innenseite der Wand durch Wimpern, wie mehrere Autoren für *Amphiptyches* (LÖNNBERG, 26) angeben, habe ich nicht beobachtet; habe aber, wie schon HOFMANN (18), für *Cercariaeum* (Fig. 62) ähnliche Verhältnisse, wie LANG für *Thysanozoon brocchii*, gefunden.

Eine Angabe über Muskelfasern bzw. Fasern in der Wand der Excretionsgefässe der Cestoden fand ich zuerst bei RIEHM (44). Er sah bei *Dipylidium leuckarti* eine wohl ausgebildete Ringmusculatur. STEUDENER (51) und KAHANE (20) hatten zwar schon früher Fasern und Streifen in der Membran angetroffen, erklärten sie aber selbst für Kunstproducte, was auch aus der von STEUDENER (51) gegebenen fig. 12 deutlich hervorgeht. PINTNER (38) macht keine nähern Angaben. Nach RIEHM (44) beobachtete ROBOZ (45) für *Solenophorus* auf der äussern Oberfläche der homogenen, structurlosen Membran zwei gitterartige Lagen von Muskelfasern über einander, und zwar eine innere Ring- und äussere Längsfaserschicht. WILL (58) wies in der Wand von *Caryophyllaeus* eine Ringfaserschicht nach. ZERNECKE (61) hat an seinen mit der GOLGI'schen Methode hergestellten Präparaten von *Ligula* in der Wand zuweilen eine scharf contourirte Längstreifung gesehen, deren musculöse Natur er für wahrscheinlich hält.

Aus seiner Beschreibung geht hervor, dass auch er die Muskelfasern nach aussen von der Membran, also in die Wand, verlegt.

Bei den von mir untersuchten Arten fand ich einen gleichmässig durchgreifenden Unterschied in der Musculatur der Wand der Hauptstämme und andererseits der Nebenzweige. Während die Hauptstämme von *T. crassicollis*, *expansa* und *Cystic. fasciolaris* nur von den dorsoventralen Muskelfasern eingeschlossen werden, ist an ihren Nebenzweigen eine eigene, der Wand des Gefässes angehörende Musculatur vorhanden, die bei *T. crassicollis* circular, bei *T. expansa* (Fig. 8) dagegen in der Längsrichtung die Excretionsgefässe begleitet. *Cystic. fasciolaris* zeigt beide Zustände, in dem bandwurmartigen Theil eine circular, in der Blase eine längs verlaufende Musculatur (Fig. 45).

Die dorsoventralen Muskelfasern verlaufen nicht als Tangenten an der Wand des Hauptstamms median und lateral vorbei, ebenso die Transversalmuskelfasern nicht dorsal und ventral, sondern im

Gegentheil verlassen diese beiden Muskelfaserzüge hier ihre Richtung und legen sich eine Strecke weit der Wand des Hauptstamms an, um dann später ihren alten Weg einzuschlagen. Trotzdem die Glieder von *T. expansa* und *Cystic. fasciolaris* bei weitem nicht das feste Gefüge von *T. crassicollis* haben, so stimmt doch der Verlauf der Muskelfasern an den Hauptstämmen überein.

Die Nebenstämmen haben, wie schon oben erwähnt, eine eigene Musculatur (Fig. 1), die nach aussen von der Plasmaschicht des Nebenstamms, jedoch nach innen von den Kernen der Wandzellen liegt. An Fig. 1 sehen wir mehrere Muskelfasern in einer Ebene neben einander. Wenn wir hier (Fig. 1) auch viele Fasern in einer Ebene finden, so kommt dies nur daher, dass alle Fasern aus einem  $5 \mu$  dicken Schnitt in eine Ebene gezeichnet sind und daher die einzelnen, spiraligen Muskelfasern über einander liegen. Die fast ringförmig angeordneten Muskelfasern sind nicht alle gleich weit von der Cuticula entfernt, vielmehr liegen sie bald ein wenig weiter, bald ein wenig näher, was durch die Stiele der Wandzellen bewirkt wird. Längsschnitte der Proglottiden lassen uns deutlich erkennen, dass die einzelnen Muskelfasern fast parallel verlaufen und nur durch kleine Zwischenräume getrennt sind. Deswegen lassen sie sich sehr wohl mit den nachfolgenden Sprossen einer Leiter auf Flächen- und Sagittalschnitten vergleichen. Zuweilen sind zwei Fasern in einer Ebene hinter einander von innen heraus gelagert.

Die Vertheilung der Ringfasern an den Nebenstämmen in einem Gliede ist annähernd gleichmässig, indessen tritt am vordern und hintern Ende der Proglottis eine geringe Verstärkung von Muskelfasern auf. In kleinen Proglottiden kurz hinter dem Scolex habe ich bei *T. crassicollis* keine solchen Ringfasern gesehen, dagegen sind sie bald darnach deutlich erkennbar. In reifen Gliedern, wo das Lumen des Nebenstamms bis auf eine geringe Weite zurückgegangen ist, treffen wir immer noch die Ringmuskelfasern an.

*Cyst. fasciolaris* vereinigt in sich zwei durch Uebergänge verbundene Anordnungen von Muskelfasern an der Wand der Nebenstämmen und giebt eine Erklärung für das verschiedene Verhalten bei *T. crassicollis* und *expansa*. In dem einen mir zur Verfügung stehenden Exemplar von 60 mm Länge war das erste Drittel dem ausgewachsenen Thier sehr ähnlich, das zweite ist als ein Uebergangsstadium zu dem letzten Drittel, der Mutterblase, anzusehen. In Schnitten aus dem ersten Drittel begegnen wir am Nebenstamm einem gleichen Verlauf der Muskelfasern wie bei *T. crassicollis*, dagegen werden im zweiten

die Muskelfasern mehr und mehr spiralig, und in der Blase selbst sehen wir in Fig. 45 eine Ausbuchtung des Nebenstamms mit einem Foramen secundare von längs gerichteten Muskelfasern begleitet. Die Muskelfasern sind auch hier an den Stämmen nicht ganz gleichmässig vertheilt, bald liegen einige näher zusammen, bald durch grössere Zwischenräume getrennt als andere.

Einen solchen Längsverlauf der Muskelfasern treffen wir in allgemeiner Verbreitung an den Nebenstämmen bei *T. expansa* an, nur drängen sich hier die Längsfasern in grosser Zahl eng an einander (Fig. 8). Auch sind auf Querschnitten mehrere Fasern in verschiedenen Schichten über einander sichtbar. An *T. expansa* schliesst sich in der Muskelfaseranordnung *Cyst. tenuicollis* an.

Die Queranastomosen stimmen in Bezug auf die Verhältnisse der Muskelfasern mit den Hauptstämmen überein. Die Transversalmusculatur hat mit ihnen keine nähere Beziehung, die dorsoventral verlaufenden Muskelfasern werden durch die Queranastomose aus einander gedrängt, und es sammeln sich daher auf der Ober- wie auf der Unterseite der Queranastomose je die Hälfte der Zahl der Fasern an, die auf dem durch die Anastomose verdrängten Raum liegen. Die dorsoventralen Fasern sind hier also nicht gerade, sondern die oberhalb wie unterhalb liegenden bilden zusammen eine spindelförmige Figur.

Durch die oben erwähnte Mittheilung ZERNECKE's veranlasst, untersuchte ich auch bei *Ligula* den innern und äussern Plexus und fand zweifellose Muskelfasern in der Längsrichtung der Sammelröhren hinziehen.

Fassen wir am Schluss dieses Capitels noch einmal die Bestandtheile der Wand zusammen, so setzt sich dieselbe an den Sammelröhren aus einer Cuticula, dem Plasmabelag der Wandzellen mit ihren zugehörigen Kernen und einer Musculatur zusammen, die dem Nebenstamm angehört; dagegen legen sich transversale und dorsoventrale Muskelfasern auf kurze Strecke dem Hauptstamm und der Queranastomose nur an.

Im Anschluss an die Sammelröhren möchte ich noch den bei *T. crassicollis* an den Hauptstämmen auftretenden Klappenapparat einer Besprechung unterziehen.

Meine Beobachtungen an dem Klappenapparat von *T. crassicollis* will ich nur mit den nothwendigsten Literaturangaben versehen, weil diese in der Arbeit von KÖHLER (21) im ganzen Umfang berücksichtigt sind und ich andererseits nicht mit der genauern Ausführung dieses

weniger in den Rahmen des Themas fallenden Gebiets den Umfang der Arbeit vergrößern möchte. KÖHLER schildert die Klappen, wie folgt: „Auf Flächenschnitten stellt die Klappe einen schlanken, lang gestreckten, zungenförmigen Fortsatz dar, welcher in das Lumen des Gefäßes hineinragt und mit breiter Basis der innern Gefäßwand ansitzt. Je weiter man sich von der Basis entfernt, um so dünner wird das Gebilde und läuft zuletzt in eine ziemlich feine Spitze aus.“ Aus der von KÖHLER (21) späterhin gegebenen Beschreibung von der Gestalt der Klappe geht nur hervor, dass sie der Gestalt des Gefäßquerschnitts entspricht, also, von der Fläche gesehen, als ein längliches Oval erscheint.

KÖHLER hat verabsäumt, ein Bild von einem Querschnitt einer Tänie mit einem Klappenapparat, also eine Flächenansicht der Klappe selbst zu geben, wodurch wir erst eine rechte Vorstellung von der Form und ihren Verhältnissen zu der Umgebung erhalten. Ich möchte deswegen diese Lücke durch einige Zeichnungen von *T. crassicollis* ausfüllen, um damit gleichzeitig einer Vorstellung entgegenzutreten, die sich mir bei der Beschreibung KÖHLER's aufdrängte. Der Ausdruck „zungenförmig“ und der Vergleich mit dem Ventil einer Saugpumpe verführt zu der Auffassung, als ob die Klappe an drei Seiten frei und nur mit der vierten an der medianen Wand des Sammelrohrs angewachsen sei. In der Serie von Figuren (39—41) habe ich die Klappen besonders ausgeführt und das umgebende Parenchym nur angedeutet. Die Klappe geht an drei Seiten, median, dorsal und ventral, in das Parenchym über, während sie nur an der vierten, der lateralen Seite, dem Klappenrand, der in Fig. 41 mit *Kr* bezeichnet ist, gegen das Lumen des Hauptcanals frei endet. Dieser Klappenrand ist allein die Stelle, welche bei Verschluss der Klappe gegen den rostral gelegenen Vorsprung der lateralen Wand des Hauptstamms sich andrückt.

Ueber den histologischen Bau der Klappe sagt KÖHLER (21), „dass sich das Parenchymgewebe des Körpers direct in die Klappe fortsetzt und fast bis in die Spitze zu verfolgen ist, dagegen ist der freie Rand der Klappe von derselben structurlosen Membran umgeben, welche sonst die Wandung des Gefäßes bildet. Ein besonderer Muskelapparat, welcher unabhängig von der übrigen Körpermusculatur den Verschluss oder das Oeffnen der Klappe besorgen könne, existirt nicht“. Ebenfalls konnte er in der Klappe selbst keine muskulösen Elemente nachweisen. Meine angewendete Methode gestattet mir sehr leicht den Nachweis von Muskelfasern. In Fig. 39—41 werden die Klappen von Muskelfasern in reichlicher Zahl durchzogen. Einmal treten dorso-

ventrale Muskelfasern parallel dem freien Rande der Klappe durch dieselbe hindurch und dringen beiderseits in das Parenchym ein, andererseits biegen von der Seite des freien Klappenrandes transversal verlaufende Fasern in die Klappe ein und durchlaufen dieselbe in diagonalen Richtung, so dass sie sich etwa in der Mitte der Klappe kreuzen. Den nähern Zusammenhang der Figg. 39--41 erläutere ich in der Tafelerklärung.

Der Klappenrand ist fast glatt und stellt eine membranöse Verbindung zwischen den ventralen und dorsalen Rändern des Hauptstamms dar. In ihrem vordersten Theil wird er von der Verdopplung der Cuticula gebildet. Parallel dem freien Rand, jedoch in geringer Entfernung von demselben, zieht sich ein Wall hin, der durch Anhäufung von Muskelfasern entsteht. An den Querschnitten KÖHLER's ist der Wall deutlich erkennbar. Das Lumen des Gefässes erweitert sich caudal von der Klappe, wie dies in KÖHLER's fig. 6 wiedergegeben ist. Im Verhältniss hierzu ist das Lumen des Canals an der Stelle der Klappe fig. 6 recht gering. Bei *T. expansa* ist es KÖHLER und auch mir trotz eifrigen Suchens nicht gelungen, eine Andeutung einer Klappe bei Exemplaren zu finden, die vor der Conservirung unter schwachem Zug auf Glasplatten aufgewickelt waren, und wo daher eine Faltenbildung und starke Contraction durch das Conservierungsmittel verhindert wurde, obwohl ZSCHOKKE (62) seiner Zeit eine entgegengesetzte Ansicht ausgesprochen hat, die wohl auf Faltenbildung der Proglottiden zurückzuführen ist.

An dieser Stelle möchte ich auf ein Versehen BRAUN's (7) aufmerksam machen. Zuerst hat BLOCHMANN (3) bei *T. crassicolis* festgestellt, dass die Anastomose mit zwei Wurzeln, die den Nebenstamm jederseits umfassen (Fig. 39), aus dem Hauptstamm hervorgehen, und dass keine Verbindung durch einen grössern Canal zwischen Haupt- und Nebenstamm besteht. RIEHM (44) wollte an Injectionspräparaten bei *T. crassicolis* dagegen einen Canal gesehen haben, der von dem Nebenstamm zur Queranastomose verläuft. Diese Behauptung wurde schon von STILES (52) und KÖHLER (21) zurückgewiesen, dennoch lässt BRAUN (7) auf Grund der Angaben RIEHM's (44) die Möglichkeit einer solchen Verbindung für *T. crassicolis* zu, die aber ganz sicher, wie ich mich an Quer-, Flächen- und Sagittalschnitten überzeugt habe, nicht vorhanden ist.

Auch eine Angabe VOGEL's (55), die beiden Hauptstämme bei *T. crassicolis* seien durch ein Ringgefäss vereinigt, citirt BRAUN (7). Durch die Untersuchungen von BLOCHMANN (3) und KÖHLER (21) sind

nun aber schon alle Communicationen zwischen den Hauptstämmen der *T. crassicollis* klar gelegt, und ich muss deshalb auch auf Grund meiner eigenen Untersuchungen ein Ringgefäß zwischen den beiden Hauptstämmen einfach negiren; denn die Hauptstämme werden nur durch die mit zwei Wurzeln entspringende Queranastomose verbunden.

## II. Die Entwicklung der Wimperflammen.

Für den secernirenden Theil des Wassergefäßsystems der Cestoden und Trematoden sind bisher die verschiedensten Bezeichnungen, wie Wimperflammen, Wimpertrichter, Wimperzellen etc., in Gebrauch. Alle diese Namen entstammen einer Zeit, wo noch nicht der wahre Zweck des ganzen Gebildes erkannt war und man es nach den bemerkenswerthen Theilen benannte. Das heute erforschte Gebilde, bestehend aus der Terminalzelle (Geisselzelle oder Deckzelle) mit dem Kern und Plasmafortsätzen, der Flamme oder Wimper, dem Trichter und der sich anschliessenden Capillare, hat bisher keinen einheitlichen Namen.

HATSCHKE führt für die homologen und analogen Gebilde der Anneliden den Namen Protonephridium ein; jedoch werde ich, da ich diesen Ausdruck in der Literatur nicht aufgenommen fand, die Bezeichnung Wimperflammen beibehalten.

Im Nachstehenden werde ich an einer der Cuticula der Sammelröhren anliegenden Wandzelle die Umwandlung bis zu den Wimperflammen verfolgen. Schon 1896 hat BLOCHMANN (4) in seinem zu Bonn gehaltenen Vortrag die Vermuthung ausgesprochen, dass die Wandzellen als die Mutterzellen der Wimperflammen anzusehen seien und dass die Wimperflammen nicht auf Parenchymzellen zurückzuführen sind. Auch PINTNER's Vergleich (37) der Wimperflammen mit Drüsen lässt den Schluss zu, dass dieser Autor die Wimperflammen für Epithelbildungen hält und sie sich nicht aus dem Parenchym entstanden denkt, während LANG (22) durch seine Untersuchung über *Discocoelis tigrina* den Beweis für den Vergleich mit Drüsen erbringt.

Eine solche Wandzelle (Fig. 3, 7) nimmt an Volumen zu, wächst von der Cuticula in das Parenchym hinein und hat dann eine in Fig. 9 dargestellte Form. Der Kern rückt weiter von der Cuticula zurück, und damit verjüngt sich das Verbindungsstück, welches von dem kernführenden Theil der Zelle zur Cuticula hinzieht. Zuweilen treten schon jetzt im Kern 2 (Fig. 10) oder 4 Kernkörperchen (Fig. 11) auf. Wie nun die Theilung des Kerns vor sich geht, darüber vermag ich keine sichere Auskunft zu geben, da ich trotz Durchsicht einer sehr grossen Zahl von Präparaten mit besonderer Beachtung dieses Punktes,

die in der mannigfachsten Weise mit der verwandten Methode gefärbt waren, keine mitotische Kerntheilung feststellen konnte.

Nach diesen Stadien treten uns die Zellen weiter vergrößert entgegen, und in ihnen sind vier Theilstücke des Kerns (Fig. 19) vorhanden. Die weitere Entwicklung lässt sich leicht an der Hand der gegebenen Figuren (13—15) verfolgen. Gerade diese ersten Stadien der Theilung sah ich nicht zu oft, was auf einen schnellen Verlauf der Vorgänge schliessen lässt und von Looss für Distomeen auch erwähnt wird. In Fig. 12 sind im Kern 4 Körper vorhanden, die von einem hellen Hof umgeben sind und sicherlich nicht mehr mit jenen Kernkörperchen (Fig. 10—11) zu vergleichen sind. Sie stimmen vielmehr in ihrer Tinction mit derjenigen der spätern Kerne der Wimperzellen (Fig. 17—19) überein. Die 4 Körper befinden sich in Fig. 12 noch im Kern selbst, der einen deutlichen Contour hat. In spätern Bildern sehen wir die Kerngrenzen geschwunden und 4 kernartige Gebilde in einer Reihe hinter einander (Fig. 13) liegen.

In die Flammenbildung habe ich ganz besonders durch die fast spezifische Färbung mit der HEIDENHAIN'schen Methode einen Einblick erhalten, und es ist mir dadurch möglich gewesen, Flammen von weniger als 0,001 mm Länge in ihren Umrissen deutlich zu erkennen. Die Flammen treten an jeder der drei obern Zellen rechtwinklig zu der Längsaxe einer jeden Zelle in der Höhe des Kerns auf. Und zwar ragen die drei Flammen in den Raum hinein, welcher nach aussen von den drei obern Zellen und der „vierten Zelle“ gebildet wird. Aus der „vierten Zelle“ quillt in diesen Raum eine Plasmamasse, in die die kleinen Flammen zunächst eintauchen.

Alle folgenden Vorgänge geschehen in einem constanten Wachs-  
thum dieses zusammengehörigen Gebildes. Die kleinen Flammen rücken auf die der „vierten Zelle“ zugewendete Seite der drei obern Zellen (Fig. 17, 18) und sind von dem Plasma der „vierten Zelle“ umgeben. Die Gestalt der Flammen ist derjenigen der ausgewachsenen sehr ähnlich. An der Basis der zuckerhutartigen Flamme ist ein heller, gefärbter Streifen sichtbar, der dann plötzlich in eine sich dunkel färbende Zone übergeht. Diese wurde von den frühern Autoren als Kappe, stecknadelknopfartige Verdickung und Calotte der Flamme bezeichnet. In meinen Präparaten hat diese dunkle Zone bald die Gestalt eines Halbkreises, bald einer schmalen Mondsichel, bildet die Grenze zwischen Flamme und dem Zellplasma der Wimperzelle und entspricht daher ihrer Bedeutung nach dem Saum der Wimperepithelzellen.

Die „vierte Zelle“ wird nun durch die hervortretenden Flammen von den übrigen zurückgedrängt, so dass die erstere oft noch genau in den von den drei Zellen gebildeten Raum hineinpasst (Fig. 17). Die protoplasmatische Verbindung der Vierergruppe gegen die Cuticula ist jetzt nichts anderes als ein Ausläufer der „vierten Zelle“. In den nächsten Stadien hebt sich der Strang, der Anfangs (Fig. 15, 17) in der „vierten Zelle“ gar nicht weiter zu verfolgen war, an der einen Seite derselben deutlich ab und verläuft auch noch gegen die übrigen drei Zellen hin, wo er in das die kleinen Flammen umgebende Protoplasma endet. Die „vierte Zelle“ liegt jetzt scheinbar dem Strang an einer Seite an, obwohl der Strang aus ihr hervorgegangen ist. Dieser Fortsatz der „vierten Zelle“ bildet gegen die drei andern Anfangs eine zusammenhängende Protoplasmamasse um die drei kleinen Flammen und färbt sich bedeutend schwächer als das Plasma der drei Zellen. Allmählich treten zwischen den Flammen in diesem Protoplasma Lücken auf, wodurch dann oberhalb der „vierten Zelle“ aus deren Strang ein Fortsatz zu jeder der drei Flammen sich hinzieht und diese umgiebt. Nach der Theilung tingirt sich das den Flammen am nächsten liegende Plasma stärker, und gleichzeitig nimmt auch die Mächtigkeit eines jeden Fortsatzes ab, so dass wir um die Flammen dann (Fig. 18, 19) eine Hülle finden, die gegen die Flammen selbst scharf begrenzt und glatt ist, nach aussen aber noch ohne bestimmte Grenze sich verliert. Das Plasma dieser Fortsetzung der „vierten Zelle“ steht an der Kappe der Flammen mit dem Plasma der drei Wimperzellen in Verbindung.

Die kleinern Flammen waren Anfangs von dem Protoplasma der „vierten Zelle“ unmittelbar umgeben, mit ihrem Wachsthum hat sich jedoch ein heller Hof ausgebildet (Fig. 18—20), der bei *T. expansa* (Fig. 21) am deutlichsten und frühesten erscheint. Bei weiterem Wachsthum nimmt jetzt der Hohlraum schneller an Grösse zu (Fig. 22—24).

In spätern Stadien treten uns dann die aus den Fortsätzen der „vierten Zelle“ gebildeten Hüllen um die Flammen immer klarer entgegen und erscheinen bald als schwarze, scharf begrenzte Linien, die an der kappenartigen Verdickung der Flammen sehr dünn beginnen, um gegen die Capillaren an Stärke zuzunehmen, wo sie dann wieder als scharfe, schwarze Linien verlaufen. Diese die Flammen umfassenden, flaschenartigen Gebilde sind die Trichter der Flammen, die jetzt noch einige Veränderungen durchzumachen haben.

In der Mitte der Trichterwand tritt eine Verdickung auf, die sich gegen die Wimperzelle kurz über der Mitte (Fig. 28, 30, 32) plötzlich absetzt, dagegen sich langsam nach der „vierten Zelle“ zu verliert.

Diese Verdickung findet sich nicht bei allen Arten in gleicher Stärke und Länge vor.

Der Protoplasmastrang der „vierten Zelle“, der an den drei Wimperflammen mit je einem Ausläufer beginnt, die sich dann zu einem gemeinschaftlichen Strang vereinigen, verbindet also die Wimperflammen mit den Sammelröhren. Schon lange bevor die Wimperflammen völlig ausgewachsen sind, treffen wir in diesem Strang eine Höhlung an; er wird nämlich zu der Capillare, d. h. dem Ausführungsgang der Wimperzellen. Die „vierte Zelle“ ist meist in der Nähe der Vereinigung der von den drei Wimperflammen kommenden Capillaren gelegen (Fig. 22—24). In Fig. 27 treffen wir sie in der Mitte zwischen jener Vereinigung und ihrer Mündung an, es ist also die Lage nicht immer constant. Aus der kegelförmigen „vierten Zelle“ in Fig. 17—19 ist im Lauf der Entwicklung eine mehr spindelförmige geworden, in welcher die Capillare verläuft, so dass sie intracellulär gelegen ist. Die „vierte Zelle“ ist als die Matrixzelle der Capillaren in ihrem ganzen Verlauf mit Einschluss der Trichter anzusehen.

Die drei Wimperflammen, die sich bisher eng gedrängt in das Parenchym vorgeschoben haben, trennen sich allmählich von einander und nehmen, obwohl sie in der Hauptsache ihre alte Wachstumsrichtung beibehalten, nach erlangter Grösse ihre eigene Richtung ein. Indessen lässt sich über den Zeitpunkt der Trennung der Wimperflammen von einander nichts allgemein Gültiges angeben, da ich die drei Flammen manchmal in jüngerm Entwicklungszustand schon getrennt, dagegen schon weit ins Gewebe vorgerückte, ausgewachsene Wimperflammen (Fig. 26) eng bei einander antraf. Anfangs finden sich indessen um die Sammelröhren in etwa gleichen Abständen gleich weit vorgeschrittene Entwicklungszustände.

Nach dieser Schilderung der Entstehung der drei zusammengehörigen Wimperflammen, wie ich sie an allen untersuchten Cestoden und Cysticerken nachgewiesen habe, will ich über den Ort der Entstehung der Wimperflammen bei *T. crassicollis*, *expansa* und *Cystic. fasciolaris* einiges mittheilen. Bei *T. crassicollis* und *Cystic. fasciolaris* ist als Hauptentwicklungszone für die Wimperflammen eine Stelle anzusehen, welche etwa 1 mm hinter dem Scolex liegt. Hier fand ich an je einem Haupt- und Nebencanal auf ca. 0,005 mm dicken Schnitten oft 8—12 verschieden weit vorgeschrittene Entwicklungsstadien. Obwohl ich zwar an fast jedem Punkt der Peripherie der Haupt- und Nebentämme und auch der Queranastomosen Entwicklungsstadien beobachtet habe, so tritt jedoch die bei weitem häufigste, grösste Zahl der Jugend-

stadien an den Theilen der Haupt- und Nebenstämme auf, wo sie einander zugekehrt sind, und zwar den dorsalen und ventralen Winkeln. Neben diesem Centrum der Entwicklung finden wir in der darauf folgenden Wachstumszone noch Entwicklungsstadien häufig vor, namentlich an diesen bezeichneten Stellen; aber auch an jedem andern Punkt der Haupt- und Nebenstämme und der Queranastomosen, sogar an den Schleifenkanälen des Scolex und in fast reifen Proglottiden, aus welchen die Fig. 50 stammt.

Der Grund der Neubildung von Wimperflammen in schon völlig ausgebildeten Proglottiden ist vielleicht in dem nothwendig werdenden Ersatz zu suchen.

Bei *T. expansa* liegen die Verhältnisse ähnlich, obwohl ich unmittelbar hinter dem Scolex keine so reiche Entwicklung feststellen konnte. Vielmehr stiess ich auf diese Zone erst einige Millimeter weiter hin. Indessen kann ich nach meinen Beobachtungen an *T. expansa* von einer so scharf umgrenzten Bildungsstelle wie bei *T. crassicollis* überhaupt nicht sprechen, was wohl in der Hauptsache dadurch bedingt ist, dass die Glieder von *T. expansa* hinter dem Scolex nur einen sehr geringen Bruchtheil ihrer spätern Grösse haben, der bei *T. crassicollis* bei weitem nicht so gering zu den später ausgebildeten Gliedern ist wie bei *T. expansa*. Es hält die Wimperflammenbildung bei *T. expansa* Schritt mit der langsamen Grössenzunahme der Glieder; denn während bei *T. crassicollis* 3–4 cm hinter dem Scolex die Glieder ihre definitive Grösse erlangt haben, sind bei *T. expansa* erst etwa 100–150 cm die Proglottiden annähernd ausgewachsen.

*Cystic. fasciolaris* und *tenuicollis* zeigten eine ähnliche Bildungszone wie *T. crassicollis*, aber selbst an den Gefässen der Blasenwand von *Cystic. fasciolaris* und *Coenurus cerebralis* sind Jugendstadien keine Seltenheit.

### III. Wimperflammen.

Da es mir nicht wichtig scheint, immer wieder auf die grosse Zahl der Literaturangaben über Wimperflammen und ihre einzelnen Theile einzugehen, und da bei fernern Arbeiten über diesen noch lange nicht abgeschlossenen Punkt in der Anatomie der Cestoden bestimmte hervorragende Arbeiten immer herangezogen werden müssen, so möchte ich auf die werthvolle Arbeit PINTNER'S (38) hinweisen, in der ausserdem alle ältern Autoren berücksichtigt werden. Die nach dieser Arbeit erschienenen Untersuchungen über Wimperflammen werde ich im Folgenden besprechen. Es lässt sich in Hinsicht auf die Art der

Untersuchungen auch ein Umschwung constatiren, denn während PINTNER's Vorgänger meist am lebenden Material ihre Beobachtungen angestellt haben, werden von den Autoren nach ihm in der grössten Zahl der Fälle die Schnittmethode und die neuern Färbemittel zur Erkenntniss des feinern Baues des Wimperflammen angewendet.

Nach PINTNER (38), dem wir in der Hauptsache unsere bisherige Kenntniss von der Histologie der Wimperflammen in ihren einzelnen Theilen verdanken, sind an lebenden Cestoden am schönsten bei *Phyllobothrium gracile* die Wimperflammen zu beobachten. Er sah hier die Trichter durch eine darüber sitzende Geisselzelle völlig „abgeschlossen werden“, was vor ihm schon von SCHNEIDER (46) betont wird, und fand in dieser nach allen Richtungen Fortsätze aussendenden Wimperzelle ein sehr blasses, ganz homogenes Protoplasma mit deutlichem Kern, der am lebenden Thier kaum sichtbar ist, dagegen bei den damals gebräuchlichen Karminfärbungen ebenso wie die Flammen und die Trichterwand (PINTNER, 38, und HAMANN, 15) deutlich hervortritt. Die Wimperzelle stand mit ähnlichen, aber geissellosen Zellen in Verbindung und hatte bald ein reichliches, bald ein spärliches Plasma, das er, wie wir oben erfahren haben, am lebenden Thier erkennen konnte, dagegen am fixirten Material fast vollkommen ungefärbt fand und das deshalb kaum sichtbar war. Zu den gleichen Resultaten gelangte auch HAMANN (15) für *Taen. lineata*, indessen glaubte er in den Fortsätzen der Wimperzellen eine Pseudopodienbildung erkennen zu können, weil die Fortsätze nach Abtöden mit Sublimat-Eisessig verschwunden waren. Nach ZERNECKE (60) imprägnirten sich Capillaren und Trichterwand bei der GOLGI'schen Methode ganz specifisch, doch tritt hier weder die Wimperzelle noch der Kern derselben hervor. Durch Osmiumsäure allein werden die Flammen nach PINTNER (38) braun gefärbt und gleichen dann einem spitzen Stäbchen, das von einer Kapsel umgeben ist. Am obern Ende der Flamme sah er nach seiner neuesten Beschreibung (40) eine stecknadelknopfförmige Auftreibung dunkler tingirt und stellte in der Flamme selbst bei *Cyst. cellulosa* und *pisiformis* nach Formol-Glycerinpräparaten (fig. 27—28) äusserst zarte Längsstreifung fest. In der Mitte der Trichterwand giebt er eine Verdickung an, die bei Tänien, deren Cysticerken und Tetrarhynchen sehr deutlich war, dagegen bei *Phyllobothrium* und *Triaenophorus* kaum auffiel. Seine Zeichnungen lassen diese Verdickung auf der nach innen platten Trichterwand nach aussen vorspringen. Die Capillarwand betrachtet PINTNER (40) auch in seiner letzten Arbeit als Product der Wimperzellen und macht auf ihre scharfen, glatten Ränder

aufmerksam, denen er für seine untersuchten Arten jedwede Protoplasma-Umlagerung abspricht.

In der 1895 erschienenen Arbeit deutet Looss (30) auf Grund seiner Funde die Verhältnisse an *Bilharzia* so, dass die Capillaren hier eine Wand besitzen, die von dem Protoplasmakörper einer einzigen lang gestreckten Zelle gebildet wird, deren Kern dem Plasma der Wand der Capillaren anliegt. Hiernach nimmt er an, „dass das Fehlen der typischen Deckzelle mit der zelligen Natur der Capillarwand auf das innigste zusammenhängt“, und die ganze Capillare nichts anderes darstelle als eine aussergewöhnlich lang gestreckte und in ihrer Mitte durchbohrte Zelle. LANG hat (23) schon früher die Capillare der Distomen und überhaupt der Plattwürmer so aufgefasst, wie ich es für die „vierte Zelle“ nachgewiesen habe, wo die Hauptcapillare in dem Plasma der „vierten Zelle“ verläuft. Obwohl Looss (30) für *Bilharzia* den Zellenbelag in keiner Weise bezweifelt, hält er doch in Betreff der übrigen Distomen an seiner früher ausgesprochenen Meinung fest, die Wände seien kernlos und Lücken zwischen den Parenchymzellen, dagegen neigt er speciell für *Bilharzia* der Meinung PINTNER's (38) zu, dass die Capillaren Theile der Wimperflammen sind.

Betrachten wir nun einzelne Wimperflammen, so finden wir die Grössenverhältnisse für *T. crassicollis* und *Cyst. fasciolaris* mit den für *Phyllobothrium gracile* von PINTNER (38) gegebenen Maassen übereinstimmend, während bei *T. expansa*, *Cystic. tenuicollis* und *Coenurus cerebralis* die Wimperflammen kleiner sind. Die Wimperflammen der Blasenwand von *Cystic. fasciolaris* waren noch kleiner als die der letzten Gruppe.

Das Lumen der Capillaren nimmt von Beginn der Wimpertrichter unter trichterartiger Erweiterung bis zur Mitte an Weite zu und verläuft dann in gleicher Weite bis zur obern Verdickung der Flamme. Hier vereinigen sich die Trichterwand und das Plasma der Terminalzelle (Fig. 28—33). Vom Beginn der Trichter bis etwas über ihre Mitte hinaus verdickt sich die Wand, setzt sich dann aber plötzlich ab und zieht jetzt als feine Linie auf die äussere Seite der Auftreibung zum obern Ende der Flamme. Diese Verdickung der Wand sieht einem Ringwulst gleich, der der innern Wand aufgelagert ist und sich gegen die Terminalzelle etwas über der Mitte des Trichters plötzlich scharf absetzt. Bei gewisser Differenzirung der Eisen-Hämatoxylinpräparate bestand dieser Ringwulst nicht aus einer gleichmässigen Masse, vielmehr fand ich ihn aus einzelnen, in der

Längsaxe des Trichters stehenden schwarzen Stäbchen von keulenförmiger Gestalt (Fig. 29 u. 32) sich zusammensetzen, deren dickeres oberes Ende bis über die Mitte der Trichter reicht, während sie sich gegen die Capillaren verjüngen und mit einander verschmelzen. Vielleicht ist diese Erscheinung darauf zurückzuführen, dass zwischen den Stäbchen eine Kittsubstanz liegt, die bei einzelnen Behandlungen sich färbt, bei andern ungefärbt bleibt.

Meine Beobachtungen in Betreff der Verdickungen an der Trichterwand stehen sowohl mit PINTNER (38, 40) als auch mit andern Untersuchern (BOTT, 5, etc.) in so fern im Gegensatz, als diese die Wand nach innen glatt und ohne Vorsprung fanden und die Verdickung der Wand aussen aufsitzen sahen, während ich immer im Innern des Trichters den Ringwulst antraf. Er tritt uns nicht immer so deutlich wie bei *T. crassicollis* entgegen, ist jedoch nirgends zu übersehen.

Die Wimperzelle hat in den verschiedenen Entwicklungsstadien der Wimperflamme eine sich verändernde Gestalt und besitzt ein helles Plasma, das bei *T. expansa* einen maschigen Bau zeigt (Fig. 28, 29). In jungen Stadien gleicht die Gestalt einem breiten Kegel, dessen Basis dem Flammenansatz zugekehrt ist (Fig. 17, 21, 25). Ausläufer oder Fortsätze fehlen Anfangs noch. Der Kern liegt jetzt meist ein Stück von der Kappe der Flamme entfernt, während er später der Flamme fast aufsitzt; besonders lang gestreckt erscheint die Wimperzelle da, wo die Gewebe sehr dicht sind, d. h. wo viele Zellen auf einen engen Raum zusammengedrängt liegen. Auf die vielleicht jetzt auftretende Frage, warum ich Wimperflammen mit kegelförmigem Zellkörper für wachsende oder Jugendstadien halte, die ihre endgültige Stelle im Gewebe noch nicht erreicht haben, kann ich zunächst kurz als Beweis anführen, dass diesen die Kennzeichen der ausgewachsenen Wimperflammen fehlen. Diese bestehen erstens darin, dass solche Wimperflammenform sich nach der Theilung findet, ferner dass wir sie in reifen Proglottiden nur selten antreffen und sie hier nur Jugendformen von nachträglich gebildeten Wimperflammen sind und dass endlich in ihrem Zellplasma sich keine dunklen Körner als Einlagerung finden, die auch von PINTNER (38, 40) an ausgewachsenen, functionirenden Wimperflammen angetroffen wurden. Sehr oft habe ich Gelegenheit gehabt, Wimperzellen zu sehen, an deren freiem, noch kegelförmigem Ende das Plasma in zwei, drei und mehr Fortsätze gespalten war. Die Zahl derselben nimmt oberhalb des Kerns immer mehr zu, und dann ragen sie ziemlich gerade zunächst nach vorwärts in die Wachstumsrichtung hinein (Fig. 32). Diese gestreckten Fortsätze

liegen dann eng bei einander. Wenn nun die Wimperflammen in der Nähe ihres definitiven Platzes angekommen ist, so weichen die Fortsätze von einander und schieben sich jeder besonders in das Parenchym hinein; es treten jetzt noch weitere Nebenfortsätze an den erstern auf, und dann erhalten wir eine Figur (30, 31), wo die Fortsätze wie die Krone eines Baumes oberhalb des Stammes, in unserm Fall oberhalb der Kerne, in das Parenchym hineinragen. Die Fortsätze stehen dann mit andern, ähnlichen Sternzellen (PINTNER, 38), den Parenchymzellen, in Verbindung. Und zwar sind die Wimperzellenfortsätze in den Maschen der Parenchymzellen bei kräftiger HEIDENHAIN'scher Färbung weit zu verfolgen.

Die Fortsätze der ausgewachsenen Wimperzelle umgeben kuppelartig den Trichter und bilden dadurch einen Raum um denselben, der sich heller gegen das benachbarte Gewebe (Fig. 23, 27, 31) abhebt. Die Träger der Kuppel werden von den Fortsätzen gebildet, deren weitere Verzweigungen in die Maschen des Parenchyms hineinragen. Dieser helle Raum erscheint bei gewissen Plasmafärbungen mehr oder minder deutlich.

Die Kerne der wachsenden Zellen enthalten meist ein Kernkörperchen, dagegen die der ausgewachsenen bis drei, die mit hellem Hof bei bestimmter Färbung umgeben erscheinen. Das Protoplasma war bei den Zellen auch meist mit kleinen, dunklen Kugeln erfüllt, was auch schon PINTNER (38) erwähnt, wie früher LANG (22) für Turbellarien. Die kleinen Körper werden von jenen beiden Autoren für Excretionsproducte der Wimperflammen gehalten, welcher Ansicht ich mich auch anschliesse.

In Fig. 26, 28—33 wird das Plasma von dunkel hervortretenden Strängen, die vom Kern gegen die sich absetzende Kappe der zungenförmigen Flammen sich erstrecken, durchzogen, und diese scheinen selbst in die Kappe einzudringen. An günstigen Präparaten glaube ich sie bis in die Geisseln der Flammen verfolgen zu können. Die Flamme erscheint fein gestreift, was von LOOSS (29) für Distomen und von PINTNER (40) für Cestoden festgestellt ist. Ich hatte ohne vorherige Kenntniss der letzten Arbeit diese Streifung an allen Arten gesehen und gezeichnet. PINTNER sieht die Längsstreifen in solcher Zartheit, dass „jede Wiedergabe in einer Zeichnung schon an Caricatur grenzt“. Bei meinen Tänien und Cysticerken war diese Streifung gar nicht so äusserst fein, sondern vielmehr in der Flamme die einzelnen Streifen nicht allzu schwer (Fig. 33b) zu unterscheiden.

Sehr häufig constatirte ich in den Flammen eine oder mehrere Spalten (Fig. 30a), und in Fig. 33b waren die Geisseln der Flamme, meist zwei zusammengehörig, von einander durch viele längliche Spalten getrennt.

Welchen Grund diese Aufspaltung der Flamme hat, ist mir unbekannt, vielleicht ist sie auf einen geringen Druck zurückzuführen, den ich beim Ausstülpen des Scolex bei *Cystic. tenuicollis* angewendet habe; andererseits trifft man auch Spalten besonders bei *T. crassicollis*, wo ich solche Einflüsse sicher ausschliessen kann. In dem Capitel über Trematoden komme ich auf die Verhältnisse noch einmal zurück.

Die Abplattung der ziemlich spitz zulaufenden, dolchartigen Flamme ist von MEISSNER (34), PINTNER (38) schon erkannt worden, und in Fig. 26, 30b, 32 habe ich sie von der breiten, in Fig. 26, 30a von der schmalen Seite dargestellt. Auf der breiten Seite ist jene feine Streifung ganz deutlich sichtbar, jedoch auf der meist geschlängelten, schmalen nicht so leicht zu erkennen. Wahrscheinlich ist der Grund in der Uebereinanderlagerung einer grossen Zahl von Geisseln zu suchen, die die Flamme bilden. Bei den einzelnen Arten schwankt die Form der Flamme selbst ein wenig in der Länge und in der Breite.

Was die Vertheilung der Wimperflammen anbetrifft, so fand ich bei *Ligula* Verhältnisse, die denjenigen bei *Distomum hepaticum* sehr ähnlich sind. Bei *Distomum hepaticum* liegt die bei weitem grösste Zahl von Wimperflammen ziemlich nahe unter dem Hautmuskelschlauch und bei *Ligula* in der Nähe des äussern Gefässplexus zwischen Subcuticula und Längsmusculatur; bei *T. crassicollis* und *expansa* sind sie nicht auf eine bestimmte Gegend beschränkt, sondern in fast allen Theilen der Proglottis treffen wir Wimperflammen an. Einen constanten und reichlichen Fundort bildet die Parenchymschicht zwischen der Längsmusculatur und den der Cuticula angehörigen Epithelzellen. Sehr häufig sind sie zwischen den Epithelzellen weit vorgedrungen. Dann trifft man auch sicher Wimperzellen in der Längs- und Transversalmusculatur lateralwärts vom Längsstamm regelmässig an. Die Angaben gelten für die ausgewachsenen, functionirenden Wimperflammen; denn junge Stadien sah ich, je näher den Sammelröhren, um so häufiger, was sich ja aus ihrer Entwicklung leicht erklärt. Der vielfach ausgesprochenen Meinung, die Wimperflammen seien dort am häufigsten zu finden, wo eine grosse Arbeitsleistung vollführt wird, kann ich nicht beistimmen, denn bei Distomen, *Ligula*, *T. crassicollis* und *expansa* sind die Hauptmuskelzüge fast frei von Wimperflammen,

oder es finden sich dort junge Stadien, die noch auf der Wanderung begriffen sind. Nach meinen Beobachtungen treten die Wimperflammen regelmässig in den die einzelnen Muskelfasergruppen umscheidenden Parenchymschichten auf.

#### IV. Die Capillaren.

In diesem Capitel beabsichtige ich eine Beschreibung der fertigen Capillaren und ihrer Entstehung geben. Zu diesem Zweck betrachten wir den Verlauf der Capillaren an drei zusammengehörigen ausgewachsenen Wimperflammen von ihrem Beginn in den Trichtern bis zu ihrer Vereinigung und der schliesslichen einheitlichen Mündung in die Sammelröhren (Fig. 21, 23, 27).

Es sind nun in der ganzen Ausdehnung der Capillaren zwei Theile zu unterscheiden, und zwar möchte ich den gemeinschaftlichen Stamm, der von der Cuticula der Sammelröhren bis zur Spaltung in die drei Capillaren reicht, als Hauptcapillare, dagegen die von dieser Vereinigung zu den drei Wimperflammen verlaufenden als Capillaren der Wimperflammen bezeichnen.

Wenden wir uns nun noch einmal jener „vierten Zelle“ zu, die, wie ich in der Entwicklung gezeigt habe, als die Matrixzelle der ganzen Capillare anzusehen ist. In Fig. 35—38 finden wir die Hauptcapillare an der Stelle, wo der Kern der „vierten Zelle“ gelegen ist, nach der entgegengesetzten Seite ausgebuchtet, und dadurch wird ein Lager gebildet, das den Kern der „vierten Zelle“ von drei Seiten umfasst und in welchem der Kern durch Plasma der vierten Zelle, das die Capillare in ihrer ganzen Ausdehnung umgiebt, mit der Hauptcapillare verbunden ist. Bei fast ausgewachsenen Stadien von *T. crassicollis* sehen wir oft aus dem Winkel der Hauptcapillare, den die letztere unmittelbar unterhalb, d. h. gegen das Sammelrohr der „vierten Zelle“, bildet, einen kleinen, blinden Fortsatz (Fig. 27) vorragen, der den Kern der „vierten Zelle“ auf der entgegengesetzten Seite umschliesst. Zuweilen erreicht dieser Fortsatz die obere Biegung, und dann ist der Kern der „vierten Zelle“ von einem durch die Hauptcapillare gebildeten Ring (Fig. 23, 34) eingeschlossen, welcher durch Sprossung derselben entstanden ist. Wenn ich mir über den Zweck dieses ziemlich selten völlig geschlossenen Ringes der Hauptcapillare eine Vermuthung erlauben darf, so muss ich diese Ausbuchtung an der Hauptcapillare als ein Mittel ansehen, den Kern der „vierten Zelle“ ins Gewebe hineinschieben zu helfen. Ob diese Annahme zu Recht besteht, lässt sich vor der Hand noch nicht entscheiden.

Meiner Meinung nach kann ich eine kleine Unterlage geben, die darin besteht, dass an völlig ausgewachsenen Capillaren, d. h. an solchen, wo ein Vorrücken ins Gewebe nicht mehr stattfindet, diese Ausbuchtung und der blinde Fortsatz der Hauptcapillare fehlt und die „vierte Zelle“ einfach der Hauptcapillare und auch den Nebencapillaren als lange, sich nach beiden Seiten verjüngende Zelle aufgelagert erscheint (Fig. 52) und kein besonderes Lager für den Kern sich findet.

Das Wichtigste indessen in den Figg. 35—37 besteht in der Anhäufung des zugehörigen Plasmas um den Kern und darin, dass das Plasma der „vierten Zelle“ die Hauptcapillare aufwärts und abwärts als dünnen Belag umkleidet. Dieser Plasmabelag zeigt sich deutlich sowohl an der Hauptcapillare wie an den Capillaren der Wimperflammen bei vorherrschender Eisen-Hämatoxylinfärbung (Fig. 38). Ich habe von diesen Capillaren nur einzelne Theile von Wichtigkeit gezeichnet, um nicht Figuren wiederholen zu müssen. Sowohl bei *T. crassicollis*, *expansa* wie auch bei den Cysticerken tritt der Plasmabelag auf der Capillare klar zu Tage, und zwar bemerken wir ihn in seiner Hauptmasse nur der Capillare an der Seite (Fig. 34, 38) anliegen, wo der Kern der „vierten Zelle“ sich vorfindet, während er auf der andern Seite nur schwach sichtbar ist; er ist sowohl bis zur Mündung als auch über die Vereinigung der Capillaren der Wimperflammen hinaus bis auf die Trichter zu verfolgen. Es treten an manchen Capillaren kleine wellige Buckel des Plasmas an der scheinbar freien Seite auf, wodurch der Belag dann ganz leicht festzustellen ist. Nach dieser Beschreibung ist die Capillare als eine spezifische Abscheidung der „vierten Zelle“ anzusehen, die von der Capillare in ganzer Ausdehnung durchzogen wird.

An dieser Stelle wollte ich noch einfügen, dass die Capillaren in ihrem Querdurchmesser nicht gleich weit sind, wie andere Beobachter angeben, und dass ausgewachsene Hauptcapillaren oft 2—3 Mal so weit sind wie die Capillaren der Wimperflammen (Fig. 22—38).

Vergleichen wir nun die an verschiedenen Tänien und Cysticerken gemachten Beobachtungen mit denjenigen früherer Autoren, so ist es ersichtlich, dass ich erst nach Erkennung der Entwicklungsgeschichte der Wimperflammen zu jenen Betrachtungen geführt werden konnte und die „vierte“ Zelle, die wohl auch mancher Autor gesehen, aber in Bezug auf ihre Stellung zu den Capillaren nicht erkannt hat, als die Matrixzelle der Capillaren betrachte. Wie sich dadurch das Verhältniss der Capillaren zu den zugehörigen Flammen im Gegensatz zu früher verhält, werde ich jetzt erläutern.

PINTNER (38) beschäftigte sich am ausführlichsten mit den Capillaren und gab eine Definition, die nach obiger Ausführung für die von mir beschriebenen Verhältnisse nicht mehr ganz passt, andererseits aber hat er damals viele Verhältnisse genau vorausgesagt und präcisirt, ohne die Entwicklung der Wimperflammen selbst gesehen zu haben. Er trennt streng die Sammelröhren und deren feinste Ausläufer von den eigentlichen Capillaren, mit vollem Recht, und schreibt wörtlich: „Demnach müssen wir die Capillargefäße als einen Theil der flimmernden Sternzelle und als eine Fortsetzung ihrer Trichter betrachten. Jede solche Capillare nimmt von einer Flimmerzelle ihren Ursprung und verhält sich zu derselben genau wie der Ausführungsgang einer einzelligen Drüse, eine Auffassung, der der Flimmerlappen wohl ebenso wenig hinderlich im Wege stehen dürfte, als die beträchtliche Länge des Gefässchens.“ Er ist also der Meinung, dass aus den der Cuticula aufsitzenden Wandzellen eine in die Tiefe wandert, sich umbildet, und dass das Verbindungsstück zu einer Capillare seiner „einzelligen Drüse“ sich umwandelt, genau wie ich es bei einer Cercarie aus *Limnaeus truncatulus* festgestellt habe und später zeigen werde. Indessen tritt bei den untersuchten Cestoden in dieser sich vom Stamm abtrennenden Zelle eine Theilung in vier Zellen auf, von denen drei zu Wimperflammen werden, während die „vierte Zelle“ die Bildung der Hauptcapillare übernimmt. Durch diese complicirte Umbildung der Matrixzellen der Sammelröhren zu den Capillaren und Wimperflammen, die PINTNER sich einfach vorstellte, wird natürlich die Definition der Capillare geändert.

PINTNER (37) sagt: „die wichtigsten Charaktere der Capillaren werden durch den gänzlichen Mangel jedes äussern Endothellagers geliefert, und durch den Umstand, dass dieselbe in der mehr oder minder flüssigen Zwischensubstanz frei flottiren, wie ein an zwei Punkten, dem Trichter und der Einmündungsstelle in die Längsstämme, fixirter Faden.“ Der erste Theil dieser Angaben fällt schon durch meine frühere Mittheilung, dass nämlich die Capillare in ganzer Ausdehnung von dem Plasma der „vierten Zelle“ begleitet wird. Die zweite Behauptung im obigen Satz muss ich für die von mir untersuchten Arten zurückweisen. In meinen Präparaten zeigte sich ganz deutlich, dass die Capillare durch die Anordnung des Parenchyms fixirt ist, dessen Maschenwerk direct bis auf die Capillare heranreicht und zwischen dem sie sich dann hindurch windet.

Der Verlauf der Capillaren von den Wimperflammen zu der Mündung ist nicht gerade, sondern vielfach geschlängelt und sonderbar gewunden, so dass in Präparaten zahlreiche Schleifen und Achter-

touren eng über einander gelagert sind. Selbst um die Muskeln sah ich Capillaren in ganzer Tour sich herumwinden. Welchen Zweck diese Schlängelungen haben, darüber vermag ich mir keine rechte Vorstellung zu machen, vielleicht ist dieses Verhalten bei der grossen Dehnbarkeit der Glieder der lebenden Tänien nothwendig. Diese Eigenschaft der Capillaren, sowie auch die, dass mehrere von den Wimperflammen kommende Capillaren in einen Hauptstamm einmünden, ist schon PINTNER (38) aufgefallen.

Kurz vor der Einmündung der Capillaren in die Sammelröhren erkannte PINTNER (38) für *T. solium* eine deltaähnliche Theilung der Capillaren. Meine Beobachtungen an der Einmündung der Hauptcapillare in die Sammelröhren habe ich in Fig. 17, 20, 21, 46, 53 niedergelegt. Theilungen der Capillaren an ihrer Mündung fand ich an sehr jungen Stadien, nachdem ich die Deltabildung an grössern Stadien erkannt hatte. In der Bildungszone von *T. crassicollis* und *Cystic. fasciolaris* traf ich Capillaren an, die je einen Ausläufer zum Haupt- und je einen zum Nebenstamm oder je einen zur Anastomose und je einen wiederum zum Nebenstamm absandten. Mit dem Nebenstamm also verbinden sich die Capillaren des Hauptstamms wie der Anastomose, worauf ich zurückkomme.

Zuerst werde ich nun auf die Deltabildung und dann auf die Vereinigung der Haupt- und Nebenstämme durch Zweige der Hauptcapillare und zuletzt auf Capillaren eingehen, die nur Haupt- und Nebenstamm verbinden, ohne Wimperflammen zu bilden, deren Vorkommen nach PINTNER's (38) Meinung nicht möglich ist.

Die Deltabildung an Capillaren ausgewachsener Wimperflammen ist wohl auf die Weise zu erklären, dass Knospen, d. h. blinde Ausbuchtungen, aus dem Capillarrohr (Fig. 46, 47, 50) sich hervorwölben und sich mit der Cuticula der Sammelröhren vereinigen und dann gegen das Lumen der Sammelröhren durchbrechen, oder dass eine Theilung der Einmündung stattfindet, indem zwei gegenüber liegende Seiten der Einmündungsstelle der Capillare zusammenwachsen. Den ersten Vorgang haben wir bei der Lagerbildung für die „vierte Zelle“ durch die Hauptcapillare schon gesehen. Auf die letzte Art dürften vielleicht manche eng bei einander liegende, deltaförmige Einmündungen zurückzuführen sein, die sowohl in frühern (Fig. 17, 20, 21) wie auch in ältern Stadien (Fig. 40 [7], 50) anzutreffen sind, jedoch ist wohl für die grössere Zahl die erste Annahme durch Knospenbildung der Capillare zutreffend. Wenn diese Delta durch Knospenbildung in ganz kleinen Proglottiden auftreten, so ist es erklärlich,

dass bei weiterm Wachstum ein nicht unbeträchtlicher Abstand zwischen zwei Mündungscapillaren entstanden ist. Solche Deltabildung ist in reifen Proglottiden in grosser Zahl (Fig. 50) anzutreffen. Die Knospenbildung fiel mir in fast reifen Proglottiden auf, und zwar schienen diese Knospen besonders dazu zu dienen, nachträglich entstandene Wimperflammen mit den beiden jetzt weiter von einander entfernten Stämmen zu verbinden. Die deltaförmige Mündung sah ich fast immer nur an den Hauptstämmen und den Anastomosen, viel seltner an den Nebenstämmen.

Da wir nun auf den Querschnitten mehrere Mündungen an einer Hauptcapillare bemerken, so könnte man leicht zu der Ansicht neigen, Sagittalschnitte wiesen auch mehrere Mündungen von einer Capillare auf, so dass also um die Hauptmündung mehrere Nebenmündungen gelegen sind. Solches Verhalten sah ich nicht. Vielmehr befinden sich die Nebenmündungen mehr oder weniger in derselben horizontalen Ebene wie die fast rechtwinklig in die Sammelröhren einmündenden Hauptcapillaren. Wir sehen in den ausgewählten Figuren fast alle Haupt- und Nebenmündungen in einem Schnitt, also meist in einer horizontalen Ebene eintreten.

Der eigentliche Durchtritt der Capillaren durch die Cuticula der Sammelröhren geschieht nach PINTNER (38) ohne irgend eine Veränderung. *T. crassicollis* wie *expansa* zeigen eine kleine Verdickung, welche kurz vor der Cuticula beginnt und sich gegen den Innenraum trichterartig erweitert. Auf Injectionspräparaten mit Silbernitrat waren die Capillarmündungen von einem dunklen, sich deutlich gegen die übrige Cuticula absetzenden Hof umgeben.

Die Absendung einer Mündung der Hauptcapillare zum Hauptstamm und einer weitem zum Nebenstamm, wenn ich dieses am meisten beobachtete Beispiel der Beschreibung zu Grunde lege, ist unbedingt, wie wir aus der Entwicklung der drei Wimperflammen gesehen haben, ein secundärer Vorgang, wie auch sicher manche Deltabildung, und dennoch treten diese Verbindungen schon auf, bevor die Proglottiden ihre definitive Grösse erreicht haben, etwa 10–15 mm hinter dem Scolex. Die Capillaren der Hauptstämmen gehen in der Mehrzahl diese Vereinigung in ausgewachsenen Gliedern ein. Wie diese Verbindung zu Stande kommt, kann ich nur auf Grund meiner eigenen Beobachtungen beschreiben, da ich ähnliche Verhältnisse an Cestoden nicht angegeben finde.

Eine Hauptcapillare, die an der medianen Seite des Hauptstamms einmündet, treibt eine Knospe; wendet sich diese nun dem Haupt-

stamm selbst zu, so erhalten wir eine Deltabildung; wendet diese sich aber dem Nebenzweig zu, so finden wir die Hauptcapillare mit beiden Stämmen in Verbindung stehen. Dass ein solches Bestreben besteht, zeigt ihr vielfaches Vorkommen (Fig. 48, 50—52); aus welchem Grunde es aber zum Nebenzweig stattfindet, darüber werde ich einiges mittheilen. An Capillaren, die an der lateralen Seite der Hauptstämme entsprungen sind, fand ich Nebenzweigmündungen (Fig. 50), die sprungweise den Hauptstamm guirlandenartig umfassen, um den Nebenzweig zu erreichen. Ich sah nicht häufig Hauptcapillaren, die mit Hilfe von 5 Nebenzweigmündungen (Fig. 50) mit dem Nebenzweig in Verbindung zu treten suchten, aber durch solche Bildungen wurde ich zur Ansicht gezwungen, dass die Capillaren des Hauptstamms vielleicht aus Gründen der Function mit dem Nebenzweig verbunden sein müssen. Fig. 50 ist um so interessanter, als die zuletzt hervorgesprossene Capillare aus einem mir unbekanntem Grunde hat wieder zum Nebenzweig umkehren müssen, aber gleich auf ihrer Höhe eine neue Knospe zur Verbindung zum Nebenzweig hervortreten lässt. Ich glaube wohl, dass diese Fig. 50 und Fig. 48, wo alle Capillaren des Hauptstamms mit dem Nebenzweig verbunden sind, ein Beleg für meine Meinung sind.

In Fig. 53 habe ich eine Capillare wiedergegeben, die sogar doppelt mit dem Nebenzweig verbunden ist, während sie nur eine schwache Mündung zum Hauptstamm entsendet. Auch sind die Capillaren (in Fig. 48) vor ihrer Mündung in den Nebenzweig gegabelt, die Capillare 1 und 5 früher vor ihrer Einmündung und (1) schliesslich unmittelbar über der Cuticula. Warum ich nun diese Capillaren (Fig. 48) dem Hauptstamm zurechne, dafür giebt uns das Verhalten der Capillaren in Fig. 49 einen Aufschluss.

Die Figur stammt von einem Querschnitt aus der Nähe der Anastomose, wo ich eine grössere Anhäufung von Capillaren am Nebenzweig besonders fand, weil durch die Verbindungscapillaren der Anastomose die Zahl derselben am Nebenzweig sehr vermehrt wird. In Fig. 49 münden an der medianen Seite auf einem etwa  $7 \mu$  dicken Schnitt eine grosse Zahl in den Nebenzweig und zwar ausnahmslos ohne Ausbildung eines Deltas und einer Nebenzweigmündung zum Hauptstamm. Es ist die Deltabildung und die Absendung einer Nebenzweigmündung fast nur den Capillaren des Hauptstamms und der Anastomose eigen, indessen finden sie sich ausnahmsweise an den Capillaren des Nebenzweigs. Diese beiden den Capillaren des Nebenzweigs fehlenden Eigenschaften sind ihre Hauptkriterien, die ich bisher kenne.

Ein anderer Unterscheidungsgrund ist weniger scharf und beruht in der Lagerung der ausgebildeten Wimperflammen der beiden Stämme. Die zu den Capillaren des Hauptstamms und der Anastomosen gehörigen Wimperflammen durchbrechen fast ausnahmslos die Transversalmusculatur und breiten sich in der Rindenschicht aus, während im allgemeinen die Wimperflammen des Nebensamms der Markschicht angehören.

Je nachdem die Wimperflammen mehr lateralwärts oder medianwärts von den beiden Hauptstämmen im ausgebildeten Zustand gelegen sind, verändert sich der Verlauf der Capillaren. Fig. 52 zeigt uns das Verhalten für die lateralwärts vom Stamm, Fig. 48 für die medianwärts gelegenen Wimperflammen. Wie es kommt, dass die Theilungsstelle der Mündung der Capillare schliesslich für die medianwärts ziehenden dem Nebensamm mehr anliegt und daher diesem anzugehören scheint, lässt sich aus Fig. 48 erklären. Anfangs (Fig. 48 1) ist die Nebenmündung der Capillare zum Nebensamm sehr lang, kurz dagegen die Hauptmündung zum Hauptstamm. Je älter aber diese Stadien sind, desto länger wird die Hauptmündung von der Theilungsstelle der Capillare, dagegen kürzer die Nebenmündung. In Fig. 48, 1 ist das erste der Fall, die Verlängerung der Hauptmündung schreitet dann successive fort bis Fig. 48, 7, wo die Nebenmündung kurz und die Hauptmündung sich um mehrere Mal verlängert hat. Mit der Verkürzung der Nebenmündung ist auch eine Zunahme ihrer Weite festzustellen, so dass man leicht geneigt ist, die Capillare dem Nebensamm zuzuzählen, was aber aus obigen und frühern Erklärungen, nämlich dass die Capillaren der Nebensämmen nur selten, vielleicht überhaupt nie eine Verbindung eingehen und medianwärts in die Markzone münden, hervorgeht.

Aehnliche Verhältnisse in Betreff der Umlagerung der Capillare zeigen sich uns am Hauptstamm. Wimperflammen, die lateralwärts von den Hauptstämmen gelegen sind, zeigen auch eine Veränderung ihrer Capillaren, die durch die Lage der Wimperflammen bedingt ist (Fig. 52).

Ist der Nebensamm in der Nähe des Hauptstamms gelegen, so ist auch natürlich die Länge der Verbindungscapillare gering, und oft sind beide dann gleich lang. Sehen wir uns aber die Verhältnisse in Fig. 52 an, wo die beiden Stämme aus einander gerückt sind und die Nebenmündung um das Vierfache länger als die Hauptmündung ist. Die in Fig. 52 gegebenen Capillaren gehören zu den lateralwärts gelegenen Wimperflammen. Sie laufen ganz nahe an dem Hauptstamm

vorbei und geben nur einen geringfügigen Fortsatz an diesen ab, während sie eine bedeutend stärkere Capillare zum Nebenstamm entsenden. In beiden Fällen bemerken wir also eine Verstärkung der zum Nebenstamm führenden Capillare, wofür doch ein Grund vorhanden sein muss.

Ausser diesem verschiedenen Verhalten der Capillaren finden wir in Fig. 51 eine solche abgebildet, die nur eine einfache Verbindung zwischen den Stämmen einer Seite herstellt. Sie hat eine ziemlich bedeutende Weite und mündet mit zwei Stämmen in den Nebenstamm ein. Der Kern liegt hier etwa in der Mitte und entspricht demjenigen der „vierten Zelle“ bei den übrigen Capillaren, jedoch war eine Wimperflammenbildung nirgends nachzuweisen. In meinen Präparaten traf ich nur wenige in dieser Ausbildung und kann mir auf Grund dieser seltenen Beobachtung keinen Schluss über ihren Zweck gestatten; aber trotzdem glaube ich behaupten zu dürfen, dass diese Umänderungen der Capillare in ausgewachsenen Proglottiden zur Gewährleistung der Function des Excretionsapparats dienen. Nach PINTNER'S Ansicht ist ein Vorkommen von solchen Capillaren, „die mit Flimmertrichter am Ende nicht beginnen“, unmöglich.

In der Beschreibung ist uns ein Unterschied zwischen Haupt- und Nebenstämmen klar entgegen getreten. Das Lumen des Nebenstamms ist kurz hinter dem Scolex demjenigen der Hauptstämme gleich; während die Hauptstämme fortwährend bis zu den reifen Proglottiden zunehmen, findet an den Nebenstämmen die Vergrößerung nur bis zu den ausgebildeten Stadien statt, bleibt dann eine Strecke gleich weit und nimmt gegen die reifen Proglottiden so weit ab, dass das Lumen eben noch feststellbar ist. Am Nebenstamm finden wir ausserdem noch eine eigene Musculatur, und schliesslich sehen wir den Nebenstamm durch die Nebenmündungen der Capillaren (s. o.) sowohl mit dem Hauptstamm als auch mit der Anastomose verbunden. Dass diesem Baum des Nebenstamms, zu dem vielleicht auch noch das Fehlen einer Queranastomose kommt, eine andere Function in dem Excretionsgefässsystem entsprechen wird, ist wohl anzunehmen.

## V. Die Foramina secundaria bei *Cysticercus fasciolaris*.

Ueber Foramina secundaria und überhaupt über den Verlauf des Excretionssystems in der Blase von Cysticerken sind unsere Kenntnisse noch recht lückenhaft. WAGENER (56) und LEUCKART (24)

haben an einigen Arten einen kurzen Schlauch gefunden, in dem die Excretionsgefäße sich vereinigen und der am hintern Pol ausmündet. LEUCKART giebt (24) von *Cyst. pisiformis* eine Abbildung, in der unmittelbar hinter dem bandwurmartigen Theil des Cysticercus die Blase des letztern von einem gleichmässigen Netzwerk von Excretionscanälen durchsetzt ist, unter welchen er in jungen Stadien Haupt- und Nebenzweige nicht trennen kann, die aber, wie er besonders betont, mit dem wasserhaltigen Innenraum nicht communiciren. In der mit der Anatomie von *Cyst. fasciolaris* speciell sich beschäftigenden Arbeit von VOGEL (55) finden wir folgende Beschreibung: „Der am hintern Ende der Blase liegende Excretionsporus geht in einen einfachen Stamm über. Letzterer spaltet sich in zwei nach den Seiten aus einander gehende Hauptäste, von denen jeder wieder nach kurzem Verlauf an seiner proximalen Seite ein zweites, schwächeres Gefäß abgiebt. So entstehen jederseits zwei Gefäßstämme, welche im Parenchym der Blase nach vorn ziehen und zwar das engere stets dicht an der Innenseite des weitern. Auf ihrem ganzen Verlauf geben beide zahlreiche, stärkere und schwächere Aeste ab, welche die Blasenwand netzartig durchsetzen und sich mit den Verzweigungen der andern Seite verbinden. Gegen den Uebergang der Schwanzblase in den Körper der Finne hin werden die Verästelungen kürzer und spärlicher, bis schliesslich in die Glieder jederseits nur die beiden beschriebenen Stämme eintreten.“ PINTNER (40) sah in der Blasenwand ein inneres Netz, das dem Lumen der Blase zunächst liegt, und ein äusseres Netz von Excretionscanälen. Die Wände der Canäle des innern Netzes waren parallelwandig und von gleicher Weite, es waren keine „blindsackartigen Zipfel und Ausläufer“ zu erkennen. Stets verzweigten sich die Canäle streng dichotomisch und schienen von feinen, scharfrandigen Fibrillen förmlich umspinnen; das äussere Netz, dessen Canäle überhaupt vom Typus der Excretionscanäle der Cestoden völlig abweichen, nimmt oft ein lacunäres Aussehen an und zeigt gegen die Cuticula zipfelartige Aussackungen, die nicht wieder eine Verbindung mit andern Canälen dieses Netzes eingehen. An dieser Aussackung sah PINTNER (40) an Schnitten nie eine Ausmündung, auch niemals eine Einmündung von Capillaren. Eine Communication zwischen beiden Netzen besteht nicht. „Ich kann auch nicht sagen, wie sich die beiden Netze zu den in den Scolex eintretenden Gefäßstämmen verhalten, deren Ursprung aus dem tiefer gelegenen Netz mir aber sicher zu sein scheint.“

Betrachten wir die Verhältnisse der Excretionscanäle von *Cyst.*

*fasciolaris*, zuerst auf einer Serie von Querschnitten durch die Blase vom Beginn derselben bis zum hintern Ende, so haben wir am Uebergang in die Blase fast die gleiche Anordnung wie bei *T. crassicollis*, jedoch fällt uns bei weiterer Durchsicht das Fehlen der Queranastomose zwischen den Hauptstämmen auf. Im ganzen Verlauf der Blase habe ich keine Verbindungscanäle auf einer lückenlosen Serie zwischen der rechten und linken Seite angetroffen. Es bleiben vielmehr bis kurz vor dem hintern Ende der Blase die rechten und linken Excretionscanäle, welche sich wiederum aus den Hauptstämmen, dem äussern Netz, und den Nebenzstämmen, dem innern Netz, zusammensetzen, durch eine recht bedeutende Parenchymbrücke von einander getrennt. Auf weitem Schnitten sehen wir eine dichotomische Theilung der Haupt- wie der Nebenzstämme eintreten, so dass wir in der Mitte der Blasenwand auf jeder Seite 6—10 etwa parallel neben einander verlaufende Canäle antreffen, die sowohl im innern wie im äussern Netz in etwa gleicher Zahl vorhanden sind. Diese Canäle der Hauptstämme einer jeden Seite sind nur durch Anastomosen unter sich verbunden. Ebenso bilden die Canäle der Nebenzstämme einer jeden Seite ein Netz für sich allein, die aber auch beide, wie schon PINTNER (40) hervorhebt, streng von einander getrennt sind, ebenso wie die Netze der rechten und linken Seite. Würden wir eine Flächenansicht der Blase zur Verfügung haben, so dürften wir eine ähnliche Figur, wie PINTNER (40) für *Cyst. cellulosa*, antreffen. Es würden, wie ich aus meinen Querschnitten schliessen kann, die beiden Netze sich nicht gegenseitig decken, alsb z. B. nicht immer die Canäle der Nebenzstämme durch eine Anastomose sich verbinden, wo aus den Canälen der Hauptstämme eine solche hervorgeht. Die Zahl dieser Verbindungen nimmt vom Beginn der Blase gegen das Ende derselben zu. Kurz vor dem Blasenende rücken die Canäle der beiderseitigen Haupt- und Nebenzstämme an einander und gehen unter sich eine Verbindung ein, die die beiden innern und äussern Netze für sich vereinigt.

Die einzelnen Canäle der Hauptstämme münden schliesslich ohne besondere Blasenbildung, die sich durch einen abweichenden Bau der Wand auszeichnen soll, in einander, ebenso die der Nebenzstämme für sich zusammen. Es treten zwar zuweilen durch Zusammenfluss mehrerer Stämme grössere blasenartige Auftreibungen auf, die sich jedoch in Betreff ihrer Wand gar nicht von der Wand der Canäle unterscheiden. Eine mit einem Excretionsporus zu vergleichende gemeinsame Ausmündung der Haupt- und Nebenzstämme habe ich also vermisst.

In der bisherigen Beschreibung habe ich zipfelartige Aussackungen, wie sie zuerst PINTNER (40) erwähnt und wie sie ferner von BRAUN (7) für *Cyst. longicollis* beschrieben worden sind, ausser Acht gelassen. PINTNER gelang es nicht, Ausmündungen an denselben festzustellen, dagegen sah BRAUN (7) Ausmündungen, die die Cuticula nicht durchbrechen, jedoch neben diesen auch solche, die die Cuticula mit mehreren feinen Canälen durchsetzen. Für die erstern nimmt BRAUN noch einen eventuellen Durchbruch an.

In meinen Abbildungen habe ich zwei Mündungen der Foramina secundaria der Hauptstämme (Fig. 42—44) und eine von den Nebenzweigen (Fig. 45) gegeben. Von letztern finde ich in der bisherigen Literatur nichts erwähnt, jedoch rührt diese Abbildung ohne Zweifel vom Nebenzweig her und wird auch, wie ersichtlich ist, von den dem Nebenzweig angehörenden Muskelfasern begleitet, die vielleicht schon PINTNER (40) an der Canalwand der Nebenzweige sah, der jedoch diese scharfkantigen Fasern für anliegende Capillaren hielt.

Ausbuchtungen gegen die Cuticula der Blase treten etwa von dem Uebergang des ersten in das zweite Drittel der Blase auf und nehmen nach dem hintern Ende an Zahl zu, so dass sie bei *Cyst. fasciolaris* nicht zu den Seltenheiten gehören, doch sind die des Nebenzweigs bedeutend weniger häufig. In der Mitte der Blase sah ich diese Ausbuchtungen an dem einen Exemplar von *Cyst. fasciolaris* mit einem ziemlich starken, einfachen Canal die Cuticula durchsetzen. Daneben fand ich dann noch Ausbuchtungen (Fig. 42—45), ausserdem sah ich solche, an welchen ich keine Verbindung durch die Cuticula feststellen konnte. In Fig. 42, 43 nimmt die Ausbuchtung auf der Cuticula an Umfang ein wenig zu, und aus der Peripherie derselben gehen dann 3—7 kleine Canäle durch die Cuticula hindurch, was also mit BRAUN'S Beobachtungen übereinstimmt. In der Mitte des Lumens der Erweiterung der Aussackung traf ich auf der Cuticula regelmässig eine halbkuglige, dunkle Körner einschliessende Plasmamasse an, die der Cuticula unmittelbar aufsass und die Tinction der Kerne annahm. Welchen Zweck dieses kernartige Gebilde hat, ob es vielleicht eine verkümmerte Epithelzelle vorstellt, kann ich nicht sagen.

LEUCKART (24) konnte Haupt- und Nebenzweige in der Blasenwand nicht von einander trennen, nach PINTNER (40) ist zwischen den beiden Netzen ein so grosser Unterschied, dass er die äussern gar nicht dem Excretionssystem zurechnen will. Diese verschiedenen Angaben lassen schon auf ein verschiedenes Aussehen der Stämme bei den einzelnen Cysticerken schliessen. Bei *Cyst. fasciolaris* war der

Unterschied nicht grösser als zwischen den Haupt- und Nebenstämmen im bandwurmartigen Theil, dagegen fand ich auf Schnitten von *Coenurus cerebralis*, dass das Netz der Nebenstämme ganz ausserordentlich von dem der Hauptstämme abwich, indem ersteres ein äusserst geringes Lumen hatte, mehr weiten Capillaren glich, und es ausserdem viele Verbindungen einging, also, von der Fläche gesehen, von dem des *Cyst. cellulosa* ganz abweichen muss, indem das vom Nebenstamm gebildete Netz bei weitem die Zahl der Maschen und Verzweigungen des von den Hauptstämmen herrührenden übertrifft.

## II. Theil.

### Trematoden.

Die im Folgenden wiedergegebenen Untersuchungen sind einerseits aus dem Grunde angestellt, um die Entwicklung der Wimperflammen bei den nah verwandten Trematoden zu prüfen und sie mit derjenigen bei den Cestoden zu vergleichen; andererseits aber auch, um einen Einblick in den histologischen Bau der Sammelröhren der Trematoden zu gewinnen, der nach den Angaben von Looss (29) in vielen Punkten von dem abweichen soll, was man bisher für Trematoden und Cestoden gefunden hatte.

Zu diesem Zweck habe ich die mir am leichtesten zugänglichen Trematoden verwendet, und zwar

*Distomum hepaticum*,

*Distomum lanceolatum*,

*Cercariaeum helici*,

Redien mit Cercarien aus *Limnaeus stagnalis*.

Ich werde nach einander die Sammelröhren, die Entstehung der Wimperflammen, die Wimperflammen selbst und zuletzt deren Besonderheiten betrachten.

### I. Sammelröhren.

Nach LEUCKART's eingehenden Untersuchungen erstreckt sich die Endblase des Excretionsgefässsystems bei *Dist. hepaticum* vom hintern Körperende bis in das erste Drittel des Körpers hinein. Die von jener abgehenden und dichte Netze bildenden Canäle spricht er für die Sammelröhren an, die sich dann noch mehrfach weiter theilen und schliesslich die Capillaren aufnehmen. Die Sammelröhren werden von aussen her nach WALTER (57) und LEUCKART (24) bei *Dist. hepaticum* von einer glashellen Membran begrenzt, in der Kerne eingelagert sind.

Das Gleiche hat WALTER auch für *Dist. lanceolatum* festgestellt. Viele neuern Untersuchungen stimmen mit den ältern darin überein, dass die Sammelröhren von einer eigenen Wand umgeben und in dieser selbst entweder Kerne gefunden oder zu vermuthen sind. Für *Dist. lanceolatum* fand ich die Kerne in dem schwachen Plasmabelag, der die Membran umgiebt, aber nicht in der Membran selbst liegen. Die letzten Untersuchungen von MONTICELLI (35) und SCHUBERG (48), die noch LOOSS (29) während der Correctur seiner Arbeit zur Einsicht erhielt, stellen ein Epithel in den Wänden der Sammelröhren fest; dennoch weist LOOSS (29) beide zurück. Nach LOOSS „sind bei den erwachsenen Würmern die Gefässe Lückenräume zwischen den Parenchymzellen“, und zwar glaubt er in der Entwicklung der Sammelröhren eine Stütze für diese Ansicht zu finden. Selbst in seiner neuesten Arbeit hält LOOSS (30) an seinem Ausspruch für die Distomen der Fische und Frösche fest; nur für *Dist. haematobium* (*Bilharzia*), wo er selbst eine eigene Wand mit Plasmabelag und Kernen festgestellt hat, schliesst er sich der Ansicht anderer Forscher an, stellt die vorliegenden Verhältnisse jedoch als Ausnahme allen andern gegenüber ohne Rücksicht auf die nahe Verwandtschaft. Es wäre doch ganz wunderbar, wenn gerade alle die Formen, die einem Forscher zur Untersuchung zu Gebote ständen, einen so ganz abweichenden histologischen Bau von nahe stehenden Arten zeigen sollten und ihnen sogar die Wand, die man bei allen Distomen gefunden und dargestellt hat, fehlen sollte.

Die Angabe LEUCKART's (24) für *Dist. hepaticum*, in der Wand der Gefässe einzelne kleine Zellen erkannt zu haben, die in das Lumen hineinragen, benutzt LOOSS (29) zur Begründung seiner Ansicht. Das ganze Canalsystem solle bei *Dist. hepaticum*, nur mit Ausnahme der Capillaren, der Blase angehören, denn nur dieser schreibt er eine eigene Wand mit Kernen zu und setzt sie in Gegensatz zu den Sammelröhren, die einer eigenen Wand entbehren. Er sagt: „Das [nämlich die Erkennung von Kernen durch LEUCKART] beweist, dass diese Maschen (= verzweigte Canäle von *Dist. hepaticum*) eine eigene Wandung besitzen, wie wir sie als bezeichnend für den Endtheil des Gefässapparats kennen gelernt haben.“

Auf Grund anderer und meiner eigenen Untersuchungen bin ich zu einer andern Ansicht gelangt, die dahin geht, dass zwischen der Sammelblase und den folgenden Gefässen kein grosser Unterschied besteht, sondern dass das ganze Excretionsgefässsystem von seiner Mündung am Hinterende des Körpers bis zu den Capillaren von einer

Wand umgeben wird, die sich aus einer dem Lumen benachbarten Membran und aus einem Plasmabelag mit Kernen zusammensetzt, der dann noch von aussen her Längs- und Ringmuskeln aufgelagert sein können. Ob man den von Muskelfasern umgebenen Theil als einen besondern Abschnitt hinstellt, ändert an seiner Zugehörigkeit zu dem Excretionssystem nichts. Keinesfalls aber sind beide nach meinen Befunden gegenüber zu stellen, wie Looss es thut, sondern als gleichwerthige Theile des Excretionssystems zu betrachten, die wegen ihrer physiologischen Function in bestimmter Weise verändert sind.

Gerade *Dist. hepaticum* und *lanceolatum* sprechen für diese Ansicht, da an ihnen keine besonders hervortretende Excretionsblase vorhanden ist, diese vielmehr kaum von den übrigen Sammelröhren zu trennen ist.

Die cellulare Abstammung der Sammelröhren lässt sich an Cercarien am besten zeigen. Eine noch nicht ausgewachsene Cercarie aus *Limnaeus stagnalis* lässt am Hinterende einen aus mehreren Reihen bestehenden Zellenstrang erkennen, aus dem nach vorn zwei Stämme aus einzelnen, hinter einander gelagerten Zellen verlaufen (Fig. 54). An diesen Stämmen sind Zellgrenzen nicht mehr festzustellen, und die hinter einander gelagerten Kerne liegen alle einer Seite des homogenen, einheitlichen Plasmaschlauchs an. Aus diesen Strängen gehen die Hauptstämme hervor, während der Zellencomplex am Hinterende sich zu der Blase umbildet, was schon in Fig. 54 erkennbar ist. Im Plasma der Stränge hebt sich ein Canal ab, den Looss (28) schon an lebenden Cercarien sah, dessen feinern Bau er dort nicht erkennen konnte, da sich die benachbarten Zellen hier gar nicht von denen des Canals abhoben, wie ich aus eigener Anschauung weiss, was aber nach der Eisen-Hämatoxylinmethode in ausgezeichnete Weise geschieht. Ein Querschnitt durch den Zellencomplex am Hinterende lässt uns eine Membran mit reichem Plasmabelag erkennen. In dem letztern sind reichlich Kerne eingelagert, die theilweise die Membran weit in das Lumen vorwölben (Fig. 56).

Looss (29) schreibt der Blase noch einen Einfluss auf die Excretionsflüssigkeit wegen ihrer Zellenauskleidung zu, obwohl bei *Dist. hepaticum* die Zellen der Wand des Excretionssystems so flach der Membran anliegen, dass selbst bei der von mir angewandten Methode kaum etwas vom Plasma sichtbar ist, viel weniger noch Einlagerungen und Vacuolen. Dagegen fand ich bei *Cercariaeum helicis* (Fig. 62), wo eine Blase abgegliedert ist, die Wand der Sammelröhren von einer Membran gebildet, die aussen von einem mächtig auftretenden, körnigen

Plasmabelag mit zahlreichen Kernen umgeben ist. In dieser Figur sind noch Wimperschöpfe im Hauptgefäss vorhanden, deren Vorkommen aber nur auf einen Theil desselben beschränkt ist, worauf ich später zurückkommen werde. Hier fällt nun eine besondere Blase auf, und dennoch finden wir Kerne und Körner in jenem Wandbelag. Wenn überhaupt die Zellen der Excretionsgefässe eine Einwirkung auf die abgesonderte Flüssigkeit haben, so glaube ich klargelegt zu haben, dass der Blase diese nicht allein zukommt, sondern dem ganzen mit Zellen ausgekleideten Gefässsystem.

Das Excretionsgefässsystem von *Cercariaeum helicis*, das, bei schwacher Vergrösserung betrachtet, in vielen Punkten einzelnen von LOOSS gegebenen Figuren ähnlich sieht, besteht, wie ich in HOFMANN'S (18) Beschreibung fand, aus einer eiförmigen Excretionsblase, von der je ein Gefäss dorsal auf der äussern Seite des Darms bis zur halben Höhe des Mundsaugnapfs hinzieht, hier unter Erweiterung umbiegt und nun ventral einen geschlängelten Lauf zum Hinterende nimmt. Dieser letzte, geschlängelte Theil des Hauptgefässes zeigt im Innern eine Flimmerung von grossen Wimperschöpfen (Fig. 62), und ausserdem sind die Wände auf der Innenseite mit gegen die Mündung gerichteten Wimpern besetzt. HOFMANN bezeichnet diesen Theil als Sammelraum, worin ich ihm nicht beistimmen kann, da er ein Theil des Hauptstamms ist. Etwas vor dem Ende des Darms theilt sich dieser Schenkel in mehrere Nebenzweige 1. und 2. Ordnung, in welche schliesslich die Capillaren einmünden. Auch andere Untersucher fanden der Wand lange Cilien aufsitzen, so z. B. LOOSS (30) für *Dist. haematobium* und NICKERSON (37) für *Stichocotyle nephropis*.

Die Wand der Hauptstämme und ihrer Verzweigungen mit Ausnahme der Capillaren setzt sich (Fig. 56, 62) aus einer hellen Membran mit einer mächtigen Schicht eines körnigen Protoplasmas auf ihrer Aussenfläche zusammen, in welchem wir buckelförmige Anhäufungen mit Kernen antreffen. Während in den Hauptstämmen die Kerne recht zahlreich sind, werden sie in den an Stärke abnehmenden Gefässen seltner, treten indessen im Verhältniss zu *Dist. hepaticum* und *lanceolatum* noch immer recht häufig auf.

Neben diesen Eigenschaften finden sich in dem aufsteigenden, geschlängelten Theil des Hauptstamms noch lange Wimperschöpfe neben Wimpern an den Wänden. Die Flammen innerhalb der Sammelröhren nehmen ihren Ursprung auf der Membran der Wand unmittelbar über einem Kern und bestehen aus geisselartigen Gebilden, die durch ein helleres Plasma zu einem einheitlichen Wimperschopf verkittet sind,

in denen einzelne Fäden durch die Hämatoxylinmethode klar zu Tage treten. Sie sind als dunkel sich abhebende Streifen durch die Membran und durch das Plasma bis gegen den Kern hin zu verfolgen, wie wir es für Cestoden schon festgestellt haben (Fig. 26—33).

Untersucht man ein frisch der Niere von *Helix hortensis* entnommenes *Cercariaeum* in physiologischer Kochsalzlösung bei geringem Druck des Deckglases, so ist die äusserst schnelle Bewegung der Flammen nicht unmittelbar deutlich zu sehen, sondern erst allmählich je nach den Umständen wird sie für die genauere Beobachtung geeignet. Einige Zeit vor dem Absterben des Thieres lassen sich die Bewegungen am besten verfolgen, und es fällt dann auch noch der Wimperbesatz auf der Innenseite der Stämme auf. HOFMANN beschreibt diesen Theil des Canals, wie folgt: „Auf dieser ganzen Strecke ist die innere Gefässwand mit einem kräftigen Wimperapparat ausgerüstet, der oralwärts gerichtete Wimperschlag ist so rege, dass man die einzelnen Wimperläppchen als solche nicht erkennen kann, sondern erst beim Absterben des Thieres über die Ursache der treibenden Kraft Aufklärung erhält und dann bemerkt, wie die ganze Canalwand dicht mit langen Flimmerläppchen besetzt ist.“

HOFMANN schreibt diesen einzelnen „Wimperläppchen“, welche ich nach meinen Beobachtungen für einfache Wimpern halte, eine eigene Bewegung zu, die ich ihnen leider absprechen muss. Vielmehr stellte ich fest, dass die Wimpern indirect durch die grossen Flammen bewegt werden, denn die letztern üben bei ihrer schlagenden und gleichzeitig drehenden Bewegung einen Druck aus, wodurch die Wimpern gegen die Wand gedrängt werden. Nach Aufhebung des Druckes richten sie sich durch ihre Elasticität auf.

Schliesslich werden die Bewegungen der Wimperschöpfe immer langsamer, die Pausen zwischen den einzelnen Flimmerungen immer grösser, bis der Wimperschopf zu schlagen aufhört. Aber bis zuletzt sind die vollführten Bewegungen einheitlich geregelt, und zwar erfolgt die Flimmerung auf einen deutlich erkennbaren Impuls. Auch die abgestorbenen Flammen bilden noch ein zusammenhängendes Organ, so dass wir sie als einheitliche Gebilde auffassen müssen, wie SCHUBERG (48) es auch für die grossen Wimperflammen von *Dist. lanceolatum* beschrieben hat und ich nach eigenen Untersuchungen sowohl für die Wimperflammen der Cestoden wie für die der Trematoden bestätigen kann. SCHUBERG's Vergleich mit den Membranellen kann ich nur beistimmen, da die Wimperschöpfe in keinem Fall „für ein Bündel loser, von einander getrennter Wimpern“ (Looss, 29) zu halten sind.

Oft traf ich die Enden der Flammen von *Dist. lanceolatum* auf eine kurze Strecke aufgefasert, was fast bis zur Hälfte fortschreiten kann; jedoch spricht diese Thatsache nicht gegen die Einheit der Flamme, obwohl Looss an andern Distomen eine völlige Auflösung in einzelne Fasern gesehen zu haben angiebt, was vielleicht in der Zersetzung des Plasmas während des langsamen Absterbens begründet sein mag.

## II. Entstehung der Wimperflammen.

Ihre Entwicklung bei Distomen habe ich direct nicht beobachtet, indessen bin ich in der Lage, sowohl durch den Ort als auch durch die Art ihres Auftretens ihre Entstehung von den Excretionsgefässen mit Sicherheit abzuleiten und damit der Meinung von Looss (29, 30) entgegenzutreten, wonach sie aus Parenchymzellen hervorgehen. Sie sollen dann an den Stamm ihre Capillare zwecks Verbindung senden. Obiger Nachweis ist mir sowohl an den Cercarien als auch an dem viel untersuchten *Dist. lanceolatum* gelungen.

An Cercarien, wo erst eben diese Zellenreihen (Fig. 54) als einheitliche Stränge auftreten und noch keine Wimperflammen im Gewebe liegen, bemerkte ich Wimperflammen von 0,002 mm Länge in unmittelbarer Nähe dieser von dem Canal durchbohrten Zellenreihe (Fig. 55). Die Zellkerne sind meist nur auf einer Seite des Canals anzutreffen, und erst wenige von ihnen sind eine weitere Theilung eingegangen (Fig. 55), wodurch schliesslich, wie an der Blase, die Wände durch einen Mantel von Zellen bedeckt werden. Die kleinen, ziemlich regelmässig am Canal auftretenden Flammen sind durch einen Plasma-stiel mit dem Plasma der Zellenreihe verbunden, so dass also die Wimperzelle, wie bei Cestoden, dem Canal abgewandt, dagegen die Flamme gegen den Canal gerichtet ist. Unter allmählicher Vergrösserung rücken die Wimperflammen in das Gewebe vor, und in bestimmten Zwischenräumen tritt eine solche Neubildung von Wimperflammen am Canal auf. Betrachten wir Fig. 56 darauf hin, die einem Querschnitt durch den einheitlichen Theil des Excretionsgefässes nahe dem Hinterende einer Cercarie entstammt, so nimmt die Grösse mit der Entfernung vom Stamm zu. Jede Flamme trennt sich also für sich allein vom Stamm ab. Nach diesen Ausführungen glaube ich wohl behaupten zu dürfen, dass die Wimperflammen von jenen Zellenreihen abzuleiten sind. Looss hat uns die Entstehung der Canäle an lebenden Cercarien geschildert, jedoch auf die Entwicklung der Wimperflammen keine Rücksicht genommen.

Hiernach möchte ich noch auf einen Punkt hinweisen, in welchem das Verhalten der Wimperflammen der Trematoden von dem der Cestoden abweicht. Bei den letztern entstehen die Trichter aus den Plasmafortsätzen der „vierten Zelle“. Hier löst sich jede zur Wimperflamme sich umbildende Zelle allein von dem Zellenstrang los und wird eine einzige Wimperflamme; daher muss auch hier der Trichter sammt der Capillare aus der stielartigen Plasmaverbindung hervorgehen, zu welcher Auffassung Looss (30) für *Dist. haematobium* gezwungen wird, wie wir schon früher festgestellt haben. Eine etwas verschiedene Entstehungsart werde ich bei der Besprechung der Wimperflammen von *Dist. lanceolatum* angeben.

### III. Wimperflammen.

Die Wimperflammen der von mir untersuchten Trematoden weichen mit Ausnahme derjenigen von *Dist. lanceolatum* nur in ganz unwesentlichen Punkten von denen der Cestoden ab. Deshalb werde ich sie nur in Kürze anführen.

Die Capillare, der Trichter und die Wimperflammen entwickeln sich aus einer Zelle und sind mit einer einzelligen Drüse zu vergleichen, die mit der Umgebung in keinem Fall durch Spalten communicirt. In der Mitte des Trichters trifft man einen Ringwulst an, der bei gewisser Differenzirung aus einzelnen, der Axe der Trichter parallel gerichteten Stäbchen besteht (vgl. Fig. 33 für *Cyst. tenuicollis*). Die Wimperzelle ist ziemlich reich verästelt und zeigt in ihrem Plasma feinere und gröbere Körner; Vacuolen habe ich nicht beobachtet. In den Flammen ist eine feine, dunkle Streifung sichtbar, die die Kappe durchsetzt und selbst bis in das Plasma der Wimperzelle zu verfolgen ist, ähnlich, wie es in Fig. 32 für *T. crassicollis* dargestellt ist. Schliesslich habe ich auch Spalten in den Flammen beobachtet.

Zwecks Untersuchung der Excretionsblase von *Dist. lanceolatum* hatte ich Querschnitte vom Hinterende gefärbt und konnte hier trotz eifrigen Suchens keine Wimperflammen auffinden. Ich traf nun an frischem Material grosse Flammen am Ende breiter Canäle an und bemerkte vereinzelt eine Flimmerung, die von zwei über einander gelagerten Flammen an einem Canal (Fig. 61) herzurühren schien. Die Zahl der Wimperflammen beschränkt sich auf jeder Seite auf 10—12. Aus obigem Grunde fertigte ich nun Flächenschnitte von 0,010 bis 0,015 mm Dicke von Material an, das zwischen Glasplatten Zwecks Vermeidung einer Krümmung conservirt war. SCHUBERG (48) bildet jene Flammen mit verästelten Terminalzellen von *Dist. lanceolatum*

ab, weswegen ich mich auf die Mittheilung meiner abweichenden neuen Ergebnisse beschränken kann.

Die breiten Canäle, an deren Ende wir die Flammen fanden, muss ich im Gegensatz zu SCHUBERG als Stämme und nicht als Capillaren auffassen, da sie eine von mehreren Zellen gebildete Wand besitzen und auch, vom Hauptstamm aus gerechnet, den Nebestämmen 1. Ordnung entsprechen. Die Capillaren der Flammen haben auch hier keine besondere zellige Wand, wie wir später sehen werden.

Am Ende eines solchen Nebenstamms beobachtete ich eine Wimperflamme allein (Fig. 57; SCHUBERG, fig. 6 u. 7), dann aber sah ich in diesem zwei Flammen auftreten (Fig. 59), ferner zwei getrennte Wimperflammen an einem Canal, und (Fig. 58a, b) ausserdem noch Stadien, wo sich von den getrennten Flammen der beiden Wimperflammen noch weitere kleine Flammen abgeschieden haben, die aber noch keinen Kern besitzen (Fig. 60).

In Fig. 58 habe ich zwei auf einander folgende Schnitte dargestellt, wo wir auf dem ersten links eine Flamme bemerken, die von einem eigenen Trichter umgeben ist, der ohne Vermittlung einer Capillare in den Nebenstamm einmündet, so dass die Spitze der Flamme noch in den Nebenstamm hineinragt. Der Kern der Wimperzelle liegt in einem grossen, dunkel sich abhebenden Plasma, das nach allen Seiten lange Fortsätze aussendet und eine weite Strecke auf dem Nebenstamm selbst zu verfolgen ist. Dadurch trägt die Wimperzelle selbst zu der Bildung des obern Theils des Canals bei. Rechts von dieser Flamme tritt uns noch ein Theil der auf dem zweiten Schnitt gelegenen Wimperflamme (Fig. 58b) entgegen. Sie besitzt ebenfalls ihren eigenen Trichter (Fig. 58b) und ragt mit ihrem Ende auch in das Gefäss hinein, so dass also beide Trichter ohne besondere Capillaren in den Canal übergehen. Wir haben hier zwei getrennte Wimperflammen, deren Kerne noch in einem gemeinsamen Plasma liegen.

Fig. 59 zeigt uns an einem Nebenstamm zwei Flammen, die aber noch keine eigenen Trichter und nur eine Wimperzelle mit Kern besitzen. Zwei direct über einander liegende Flammen mit getrennten Kernen, Trichtern und Capillaren stellt Fig. 61 dar, und zwar muss ich dies als das am weitesten vorgeschrittene Stadium ansehen, da hier die Capillaren für die Wimperflammen völlig getrennt sind und auf der linken Seite noch eine weitere Capillare von dem Nebenstamm abgeht, deren zugehörige Flamme schon eine grössere Strecke in das Gewebe hineingerückt ist.

In zwei auf einander folgenden Schnitten (Fig. 60) sind mehrere Flammen dargestellt, an denen die mit + bezeichneten Flammen auf einander zu liegen kommen, so dass wir hier zwei Flammen mit getrennten Kernen und Trichtern vor uns haben. Die fünf verschieden grossen Flammen, welche diese beiden umgeben, haben noch keine eigenen Kerne und Trichter und sind deshalb als Abspaltungsgebilde der grossen Flammen anzusehen.

Aus diesen Figuren folgere ich nun, dass Anfangs eine Flamme am Ende eines jeden Nebenstamms sich vorfindet und durch Theilung dieser mehrere hervorgehen können, die vielleicht durch Theilung des ersten Kerns dann zu völlig selbständigen Gebilden werden und von ihrer Ursprungsstelle in das Gewebe hineinwandern und damit sich auch von dem Plasma der Matrixzelle trennen können (Fig. 61).

Durch die Art der Neu- und Umbildung an den Enden der Nebenstämme 1.—3. Ordnung werden uns jene von verschiedenen Autoren (FRAIPONT, LOOSS) gegebenen Abbildungen und das, was ich selbst bei *Cercariaeum* sah, verständlich, wo dem Ende eines Nebenstamms 1.—3. Ordnung ein Büschel von Capillaren aufsitzt. Wir können hier nach den Befunden an *Dist. lanceolatum* wohl annehmen, dass dort eine gleiche Abtrennung von Theilen der Flammen stattgefunden hat, die durch spätere Kerntheilung auch einen Kern erhalten und nun als selbständige Wimperflammen sich weiter von ihrer Ursprungsstelle entfernt haben. Dadurch zeigen sie jene büschelförmige Anordnung.

Looss (29) hat eine solche Entstehung schon auf Grund der büschelförmigen Anordnung der Capillaren vermuthet und hält seine an *Cercaria ornata* gemachten Funde für werthvoll für die Bildung der Capillarenbüschel, da er immer zwei Wimperflammen mit ihren Capillaren eng bei einander fand und diese für Theile der ursprünglichen Wimperflamme am Ende eines Canals hielt, wie wir bei *Dist. lanceolatum* festgestellt haben. FRAIPONT (13, fig. 1, 4) wies am Ende einer Capillare bei *Dist. divergens* zwei Wimperflammen nach und meinte hierin eine Neubildung von Wimperflammen zu erkennen. Die Beobachtung von LOOSS scheint mir mit derjenigen von *Dist. lanceolatum* übereinzustimmen, während FRAIPONT'S Fund mit meinen Ergebnissen an Cestoden wohl nicht zu vergleichen ist.

Wie ich schon oben erwähnte, ist vielleicht ein Unterschied in dem Bau des Excretionsgefässsystems einerseits von *Dist. lanceolatum* und den von Looss beschriebenen *Dist. cygnoides*, *Dist. isoporum*, *Amphistomum subclavatum* und andererseits von *Dist. hepaticum* vorhanden. Denn für den Bau des Gefässsystems von *Dist. hepaticum* möchte ich

bis jetzt eine Entstehung der Wimperflammen, wie wir sie an Cercarien beschrieben haben, befürworten. Indessen ist es aber auch möglich, dass jene ersten Wimperflammen keine bleibenden Gebilde sind, sondern dass sie nach völligem Ausbau der Excretionscanäle durch andere ersetzt werden, ähnlich wie bei *Dist. lanceolatum*. Indessen muss ich die Prüfung dieser Vermuthungen weitem Untersuchungen überlassen.

Als Anhang möchte ich hier noch eine Beobachtung in aller Kürze erwähnen, die mir bei meinen Untersuchungen an Cercarien von *Limnaeus stagnalis* aufgefallen ist. Bei Methylenblaufärbungen erschien die Ring- und Längsmusculatur nicht gleichmässig gefärbt, worauf schon BRANDES (6) für Trematoden aufmerksam gemacht hat, was jedoch mit einer Querstreifung der Muskelfasern nichts zu thun hat. Meine Eisen-Hämatoxylinpräparate zeigten regelmässig bei gewisser Differenzirung eine deutliche Querstreifung der Ring- und Längsmuskelfasern von Redien und Cercarien, wie wir sie bei Arthropoden und andern Wirbellosen auffinden und wie sie von CERFONTAINE (9) in dem Saugnapf von *Meristocotyle* und von NICKERSON (36) bei *Stichocotyle nephropis* schon gesehen ist.

### III. Theil.

#### Vergleichender Theil.

Nach obigen Untersuchungen wird es von Interesse sein, die Entstehung und den Bau des Excretionsapparats der Würmer und deren nächsten Verwandten zu vergleichen, und zwar können hierfür:

- die Kopfnieren der Trochophoralarven,
- die Urnieren der Pulmonaten,
- das Excretionsgefäss der Plathelminthen, Rotatorien und Nemer-  
tinen und

HATSCHEK's Protonephridium der Anneliden herangezogen werden.

Schon hier möchte ich gleich darauf hinweisen, dass wir die Entstehung des Wassergefässes bei Rotatorien und Cestoden nicht kennen, und auch für die übrigen Classen bisher nur eine oder wenige Arten eingehend untersucht sind, aber trotzdem werden wir bei dem Vergleich ihre Verwandtschaft erkennen und die Ansicht, die man jetzt über die systematische Stellung der einzelnen Abtheilungen der Würmer hat, bestätigt finden.

In dem Bau stimmen die Wimperflammen bei allen aufgezählten Gruppen in ihren Hauptbestandtheilen und in ihrer Form überein.

### Entstehung des Excretionssystems.

I. Turbellarien. Bei Embryonen von *Discocoelis tigrina* fiel LANG (22) jederseits am Hinterende etwas unter der halben Höhe eine kleine, unscheinbare, ektodermale Zellenwucherung auf, die er für die erste Anlage des Excretionssystems hält. Da er die Embryonen nur lebend untersuchte, so machte er über den feinern histologischen Bau keine nähern Angaben und lässt durch weiteres Wachsthum die Zellenwucherungen sich zu Strängen umbilden und in das Mesoderm sich vorschieben.

II. Trematoden. Nach LOOSS (28) liegen bei *Amphistomum subclavatum* an den in Theilung begriffenen Eiern zwei Wimperflammen zwischen den Furchungszellen. Ihre Entstehung vermochte er nicht nachzuweisen. Auch an Redien traf er nach dem Ausschlüpfen aus der Sporocyste zwei bis drei Wimperflammen jederseits an. Für Cercarien theilt er mit, dass die ersten Capillaren wandungslose Lücken zwischen den Parenchymzellen seien, die sich erst später mit Parenchymzellen von epithelartigem Bau umgeben, und dass die Wimperflammen aus dem Parenchym sich unabhängig von den Capillaren bilden.

Die Entstehung der Excretionsgefäße der Trematoden führt SCHWARZE (49) gemeinsam mit dem Darm auf den Meristemstreifen zurück.

III. Für Cestoden und IV. für Rotatorien fand ich in der Literatur keine Angaben über diesen Punkt.

V. BÜRGER (8) fasst seine Untersuchungen über Nemertinen, wie folgt, zusammen: „Es sind die Nephridien bildenden, sog. Oesophagus-Ausstülpungen des Pilidiums nach meiner Ansicht ebenso, wie bei der DESOR'schen Larve, Ausstülpungen des Ektoderms.“ Die Verbindung der Ausstülpungen mit dem Oesophagus schwindet, und es bildet sich ein neuer Gang nach aussen, der aus dem hintern Ende des Nephridiums hervorgeht und über den Seitenstämmen ausmündet.

Für die Larven der Anneliden liegen bei den einzelnen Unterabtheilungen ganz übereinstimmende Ableitungen der Kopfniere vor.

Via. Polychäten. Bei *Polygordius* leiten sich die Excretionsgefäße von dem Mesodermstreifen ab. Sie setzen sich aus einem bewimperten, zuweilen verzweigten Canal zusammen, dem mehrere trichterartige Endigungen aufsitzen. Die Ausmündung des Excretionssystems liegt bei allen trochophoraähnlichen Larven an der Grenze zwischen dem Kopftheil und dem sich später segmentirenden Körperende.

VIb. Oligochäten. VEJDOVSKY (54) stellte für *Rhynchelmis* und BERGH (2) für *Criodrilus* eine paarige Anlage der sog. Kopfniere auch aus dem Mesodermstreifen fest. Die Kopfniere besteht aus einer langen, halbkreisförmigen Röhre, deren blind geschlossener, innerer Anfang in der Nähe des Mundes liegt, während man die Ausmündung der flimmernden Canäle in der Mitte des Körpers antrifft.

Echiuriden. Die Kopfniere nimmt auch hier ihren Ursprung vom Mesodermstreifen und verhält sich in ihrem Bau wie die eben geschilderten Gruppen.

Pulmonaten. Nach MEISENHEIMER's Untersuchungen (32, 33) an *Limax maximus* und *Ancylus* und andern zahlreichen Pulmonaten leitet sich die Urniere vom Ektoderm ab, während sie RABL seiner Zeit auf das Mesoderm zurückgeführt hatte.

Nach diesen Schilderungen lässt sich eine völlige Einheit in der Entstehung der Excretionsorgane bei den oben angeführten Thieren noch nicht feststellen, da die Entstehung der Excretionsorgane bei Turbellarien, Nemertinen und Pulmonaten vom Ektoderm, dagegen bei den Trematoden und Anneliden aus dem Mesoderm angegeben wird. Früher ist auch für die Wimperflammen der Pulmonaten mesodermale Entstehung angenommen worden, jedoch hat MEISENHEIMER in seinen klaren und zuverlässigen Untersuchungen bei einer Gruppe der Trochophorathiere (Pulmonaten) eine ektodermale mit Sicherheit nachgewiesen, und so ist es vielleicht nicht ausgeschlossen, dass auch bei genauern Untersuchungen an jüngern Entwicklungsstadien von Trematoden, wie LOOSS schildert, ebenfalls eine solche festgestellt werden kann, da LOOSS (28) in den untersuchten Eiern, Redien und Cercarien stets schon ausgebildete, functionirende Wimperflammen antraf und nicht, wie LANG (22) bei *Discocoelis tigrina*, die Anlagen des Wassergefäßsystems sah.

Demnach dürften wir die ersten Anlagen des Excretionsapparats mit Ausnahme desjenigen der Anneliden auf eine Zellenwucherung des Ektoderms zurückführen. Obwohl wir nun die weitere Entwicklung der Anlagen bis zum ausgebildeten Organ bisher bei keiner in Betracht kommenden Gruppe genau kennen, so ist doch zu erwarten, dass durch weitere Wucherungen des ersten Zellenhaufens das Canalsystem sich entwickelt. Wenn diese Lücke erst durch exacte Untersuchungen ausgefüllt ist, so kann nach meinen obigen Untersuchungen kein Zweifel bestehen, dass auch die Wimperflammen ektodermaler Abkunft sind, da ich ihre Entstehung bei Cestoden und Trematoden auf jene Wandzellen der ersten Canäle zurückgeführt habe.

Ob nun bei allen Arten nur den Wimperflammen allein die excretorische Function zukommt, ist vorläufig nicht endgültig zu entscheiden, jedoch spricht der verschiedene Bau der Canäle, wie schon andere Autoren und meine eigenen Untersuchungen gezeigt haben, für eine, vielleicht nebensächliche, Betheiligung der Ausführungsgänge.

Wegen der Entwicklung dieser Organe kann ich LANG völlig bestimmen, wenn er das Wassergefässsystem mit einer Drüse vergleicht, die sich vom Ektoderm ableitet und die specielle Function der Excretion übernommen hat. Der Wimperflamme liegt die specielle Bildung der Excretionsstoffe ob, während den Canälen neben der Ausführung dieser Stoffe vielleicht noch eine nebensächliche excretorische Leistung zukommt. „Wegen der starken Entwicklung des Parenchyms“, sagt ferner LANG (23) „und überhaupt der mittlern Körperschicht, und bei dem Fehlen einer Leibeshöhle ist die Drüse genöthigt, die Excretionsproducte überall im Körper aufzusuchen und daher ihre starke Verästelung zu erklären.“ Dieser Vergleich ist zwar schon von VAN BENEDEN gebraucht, indem er sagt: „La nature de ces canaux nous paraît glandulaire, et leur contenu est le produit de la sécrétion.“ Auch PINTNER (38) hat vor LANG sich auf Grund seiner Untersuchungen dahin ausgesprochen, dass „die flimmernden Trichterzellen nichts anderes als die ausscheidenden Drüsen des Wassergefässsystems sind“. Eine thatsächliche Unterlage aber bekam diese Vergleichung erst durch die entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen LANG's an *Discocoelis tigrina*.

### Ausgebildetes Excretionsorgan.

In welchem Verhältniss die Trichter, welche CHUN bei *Apoletmia uvaria* gefunden hat, zu den Wimperflammen der Plathelminthen und Trochophoralarven stehen, lässt sich bis jetzt, da dieser Befund in der Reihe der Cölenteraten völlig allein steht, nicht beurtheilen, um so weniger, als dieses Organ entodermaler Natur ist und wir in seiner Abstammung von den Keimblättern keinen Anhalt für den Vergleich der oben beschriebenen ekto- und mesodermalen Bildungen haben.

I. Nach den Untersuchungen von LANG (22), IJIMA (19) und CHICHKOFF (10) bestehen die Excretionsorgane der Turbellarien aus zwei Gefässsystemen, die im Vorderende durch Anastomosen in einander übergehen. In diesem System sind die Canäle und Capillaren scharf von einander geschieden. Die erstern nehmen eine grosse Zahl von Capillaren auf, vereinigen sich vielfach mit andern Canälen und münden schliesslich mit mehreren Oeffnungen nach aussen, die auf be-

stimmte Stellen des Körpers vertheilt sind. Die Wand der Canäle zeigt eine zellige Structur, trägt zuweilen auf der Innenfläche feine Wimpern, und neben diesen ragen noch von den Kernen lange Wimpereschöpfe (*Thysanozoon brocchii* und *Planaria alpina*) ähnlich wie bei *Cercariaeum* in die Excretionscanäle hinein. Durch mehrfache Theilung der Wimperzelle und Umbildung der Theilstücke zu neuen Wimperflammen ist nach LANG'S Ueberzeugung einerseits aus der Wimperflamme, die dem Canal aufsass, eine Capillare hervorgegangen, und andererseits sind hierdurch die büschelförmig angeordneten Wimperflammen auf einer Capillare zu erklären. Dieser Capillare fehlt wegen ihrer Umbildung aus einer Wimperflamme der Wimperbesatz der Canäle; indessen bleibt auf dem Kern ein Wimperschopf, der der ehemaligen Wimperflamme entspricht. In dem Plasmabelag der Wimperzellen, wie auch in dem Plasmabelag der Capillaren, treffen wir grosse Vacuolen und Körner bei *Thysanozoon brocchii*, die LANG am lebenden Thier deutlich erkennen und ich mit der Eisen-Hämatoxylinmethode sehr klar nachweisen konnte. Die Wand der Canäle ist dagegen frei von diesen Einlagerungen. In den Ausmündungen der Excretionscanäle liess sich eine Gleichartigkeit nicht feststellen.

Für die Cestoden und Trematoden haben wir die Verhältnisse schon in den beiden ersten Theilen der Arbeit kennen gelernt, weswegen ich hier nur einiges noch einmal hervorheben möchte. Betreffs der Ausmündung der Canäle finden wir in der Gruppe der Trematoden und Cestoden ein sehr wechselndes Verhalten; jedoch bleibt immer als Hauptmerkmal die Ausmündung der Canäle am Hinterende des Körpers. Ausserdem sind noch für eine grosse Zahl von Cestoden Foramina secundaria nachgewiesen, die besonders bei Jugendformen der Tänien, den Cysticerken, die Excrete ausführen und bei Tricladen am ausgebildeten Thier die Ableitung besorgen, wo noch keine einheitlichen Stämme ausgebildet sind.

Die Excretionsorgane der Rotatorien setzten sich aus einer median gelegenen Blase und aus zwei von dieser abgehenden Längscanälen zusammen. Die Blase mündet in den Enddarm ein, während den nach vorn verlaufenden Längscanälen Wimperflammen in wechselnder Zahl ohne hervortretende Capillaren aufsitzen. In der Wand der Canäle sind spärliche Zellkerne zu finden.

Die Excretionsorgane der Nemertinen sind nach BÜRGER'S Untersuchungen „enge, meist sehr kurze, von einem hohen, wimpernden Epithel ausgekleidete Canäle, die sich in der Gegend des Vorderdarms, meist aber nur in einem geringen Abschnitt derselben ausbreiten und

selten bis in die Region des Hinterdarms nach hinten sich erstrecken. Das Canalsystem jeder Seite durchbricht mit mehreren Ausführgängen auf dem kürzesten Wege meist seitlich die Körperwand, steht jedoch mit dem der andern Seite nicht in Communication. Die Zweigenden der Canäle laufen in blind geschlossene Kölbchen aus, in denen eine Wimperflamme schwingt, und welche sich in die Wand der Blutgefäße einbohren.“

Pulmonaten (MEISENHEIMER, 33).

„Das ganze Organ besteht bei den Basommatophoren aus zwei in einem Winkel gegen einander geneigten Schenkeln, die von einem feinen Canal durchbohrt sind, und von denen der äussere an der seitlichen Körperwandung nach aussen führt, der innere dagegen sich bis ganz nach vorn zwischen die Nuchalzellen erstreckt. An dem Aufbau der Urniere nehmen ganz constant vier Zellen Theil. Die erste Zelle bildet den äussern Schenkel des Ausführungsganges, ihr Kern liegt stets unmittelbar an der Mündungsstelle. Die zweite Zelle bildet eine grosse Excretionszelle, welche den Winkel zwischen beiden Schenkeln ausfüllt, ihr Kern liegt stets an der Innenseite, d. h. der Spitze des Winkels abgewendet. Die dritte Zelle stellt den innern Schenkel dar, sie ist ebenfalls Excretionszelle. Die vierte endlich schliesst den innern Schenkel gegen die Leibeshöhle ab, sendet nach innen eine mächtige, aus vielen einzelnen Cilien bestehende Wimperflamme und trägt an ihrer nach der Leibeshöhle zugekehrten Seite eine grosse Endvacuole, gegen welche sich der Kern in einer Einbuchtung vor-drängt.“

Wenn wir jetzt die Kopfniere der Trochophoralarven, die Urniere der Pulmonaten und das Wassergefässsystem der Plathelminthen und Rotatorien in seinem Bau und seiner Anordnung betrachten, so gelingt es uns, eine Reihe aufzustellen, die mit der heutigen Systematik völlig übereinstimmt.

Das Excretionsorgan der Trochophoralarven der Anneliden besteht aus je einem kurzen Canal mit getrennten Ausmündungen, der mit mehreren Wimperflammen im Innern des Körpers beginnt. Für die Larven der Pulmonaten wies MEISENHEIMER (32) auf beiden Seiten des Thiers einen aus drei Zellen gebildeten Ausführungsgang nach, an dessen innerm Anfang eine Zelle mit langem Wimperschopf sich befindet. Diese Wimperflamme liegt in einer trichterartigen Erweiterung. Die kurzen Canäle der Trochophorathiere haben sich bei den Rotatorien so weit verlängert, dass sie den ganzen Körper durchziehen. Sie münden gemeinschaftlich am Hinterende in eine Blase, die mit dem

ektodermalen Enddarm in Verbindung steht. An den Canälen sind mehrere Wimperflammen ohne Capillaren anzutreffen.

Mit der Grösse der Turbellarien hat auch eine weitere Vermehrung der Wimperflammen und Excretionscanäle stattgefunden. Es tritt uns hier ein Unterschied zwischen den Canälen und den Capillaren entgegen. Die Canäle münden mit mehreren Oeffnungen aus, es ist also noch keine einheitliche Ausmündung vorhanden. Am Vorderende communiciren die beiderseitigen Excretionssysteme, was vielleicht als eine höhere Organisation und grössere Sicherung für die Function des Organs aufzufassen ist.

Dem stark verlängerten Gefässystem der Trematoden, das zuweilen in mehreren Bogen den Körper durchläuft, ist vielleicht ein Einfluss auf die Excretionsflüssigkeit, ebenso wie bei den Turbellarien, zuzuschreiben, da die Zellen der Canäle zuweilen ein bedeutendes, mit reichen Körnern versehenes Plasma besitzen.

Am Ende der Capillaren befindet sich bei den Turbellarien eine Wimperflamme, meistens ist aber diese eine weitere Theilung eingegangen und dadurch die ursprüngliche Wimperflamme mit ihrer Capillare zu einer Hauptcapillare im Sinne der Cestoden geworden. Von dieser gehen mehrere Wimperflammen mit ihren Capillaren ab, und hiermit beginnt die Büschelbildung der Capillaren am Ende der Gefässe, die bei den Trematoden noch weiter fortschreitet. Aus einer Endwimperflamme eines Nebenstamms ist, wie wir an *Dist. lanceolatum* beobachteten, ein Büschel von Wimperflammen mit ihren Capillaren hervorgegangen.

Indessen ist diese Theilung nur bei wenigen Arten am ausgebildeten Thier, vielleicht von Looss (29) für *Cercaria ornata* beobachtet worden, häufig finden wir diese Vorgänge schon vollzogen. Für die Cestoden ist die Entwicklung der Wimperflammen in der Art modificirt, dass eine Epithelzelle der Canäle sich umbildet, wie auch bei Turbellarien und Trematoden, und aus dieser drei Wimperflammen mit ihrer Hauptcapillare hervorgehen. Der Hauptcapillare der Cestoden entsprechen die Nebenstämme der Trematoden und die aus einer Wimperflamme entstandenen Capillaren der Turbellarien in Bezug auf ihr Verhältniss zu den Wimperflammen, da aus ihnen jene Wimperflammenbüschel hervorgegangen sind.

Wie die Turbellarien und Trematoden, so haben auch die verschiedenen Arten der Cestoden in Betreff des Verlaufs und der Ausbildung der Canäle einige Verschiedenheiten, worauf aber in unserm Vergleich kein so grosses Gewicht zu legen ist. In der Mehrzahl der

Arten werden die Proglottidenketten auf beiden Seiten von je zwei Stämmen durchzogen. Diese stehen, wie wir früher erfahren haben, im Scolex durch Schleifenbildung in Verbindung, und ausserdem anastomosiren die beiden Hauptstämme durch einen Quercanal. Neben diesen grössern Verbindungen finden wir noch die Capillaren der Hauptstämme und Queranastomosen durch Seitencapillaren mit den Nebestämmen sich vereinigen. Ausserdem verlaufen noch Capillaren direct vom Haupt- zum Nebestamm.

Diese vielfachen Communicationen leisten für die regelmässige Function in den langen Proglottidenketten eine weitere Gewähr.

Bei allen zur obigen Betrachtung herangezogenen Thieren werden die Wände der Excretionscanäle von flachen Zellen gebildet, die gegen das Canallumen eine helle Membran ausgeschieden haben. Durch Verschmelzung des Plasmas der Zellen sind ihre Grenzen (mit Ausnahme der Larven der Pulmonaten) nicht mehr nachweisbar. Von einigen Autoren werden die Sammelröhren als durchbohrte Zellenreihen angesehen. Wie wir aber aus der Entwicklung der Cercarien erkannt haben, bilden sich die Canäle und die Blasenwand aus diesen durchbohrten Zellenreihen durch Vermehrung der Zellen. Auch BÜRGER sieht diesen Unterschied in der Beschreibung als unwesentlich an.

Die Excretionsorgane der Nemertinen schliessen sich denjenigen der Trochophoralarven an. Als eine allein stehende Besonderheit ist das Verhalten der Endkolben der Canäle aufzufassen, die sich nämlich in die Wand der Blutgefässe hineinschieben, während wir die Wimperflammen bisher immer im Parenchym liegen sahen. Nach BÜRGER'S Beschreibung ist hier der erste Anfang der Büschelbildung der Capillaren mit ihren Wimperflammen zu suchen.

---

### Verzeichniss der citirten und benutzten Literatur.

- 1) BAZIN, Note sur l'anatomie du *Bothridium pythonis* Blainy, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 13, 1841, p. 728—730, 831.
- 2) BERGH, R. S., Zur Bildung der Excretionsorgane von *Criodrilus*, in: Arb. zool. Inst. Würzburg, V. 8, 1888.
- 3) BLOCHMANN, F., Ueber SOMMER's sog. „plasmatische Längsgefäße“ bei *Taenia saginata* G. und *Taenia solium* L., in: Ctrbl. Bakt., V. 12, 1893, p. 373—379, mit 3 Figg.
- 4) BLOCHMANN, F., Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Vortrag gehalten a. d. 6. Jahresvers. d. Deutsch. zool. Ges. zu Bonn, Hamburg, 1896, p. 10.
- 5) BOTT, A., Ueber einen durch Knospung sich vermehrenden *Cysticercus* aus dem Maulwurf, in: Z. wiss. Zool., V. 63, 1897, p. 115—140.
- 6) BRANDES, G., Die Gattung *Gastrothylax*, in: Abh. naturf. Ges. Halle, V. 21, 1898, p. 195—225.
- 7) BRAUN, M., Würmer, in: BRONN, Class. Ordn. Thierreich, V. 4, Lief. 30—58, 1894—98.
- 8) BÜRGER, O., Die Nemertinen des Golfs von Neapel, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 22, 1895, Berlin.
- 9) CERFONTAINE, P., Note sur l'existence de fibres musculaires striées chez un Trematode, p. 949—954, in: Bull. Acad. Sc. Belg., V. 27, No. 6.
- 10) CHICHKOFF, G. D., Recherches sur les Dendrocoeles d'eau douce (Tricladés). in: Arch. Biol., V. 12, 1892, p. 435—569.
- 11) COE, W. R., Notizen über den Bau des Embryos von *Distomum hepaticum*, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat., p. 561—570, 1896.
- 12) DEFFKE, O., Die Entozoën des Hundes, in: Arch. wiss. prakt. Thierheilkde., V. 17, 1891, p. 1—60, 253—289.
- 13) FRAIPONT, J., Recherches sur l'appareil excréteur des Trematodes et des Cestodes, in: Arch. Biol., V. 1, 1880, p. 415—456, V. 2, 1881, p. 1—40.
- 14) FUHRMANN, O., Beitrag zur Kenntniss der Vogeltänien, in: Revue Suisse zool., V. 3, 1896, p. 433—458.
- 15) HAMANN, O., *Taenia lineata* GOEZE, eine Tänie mit flächenständigen Geschlechtsöffnungen, in: Z. wiss. Zool., V. 42, 1885, p. 718—744.

- 16) HATSCHKEK, B., Ueber die Entwicklungsgeschichte von Echiurus, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 3, 1881.
- 17) —, Lehrbuch der Zoologie, 1889, Lief. 2, p. 167, Jena.
- 18) HOFMANN, K., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung von Distomum leptostomum OLSSON, in: Zool. Jahrb., V. 12, Anat., 1899, p. 174—204.
- 19) IJIMA, J., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte von Süßwasserdendrocölen, in: Z. wiss. Zool., V. 40, 1884, p. 359—464.
- 20) KAHANE, J., Anatomie von Taenia perfoliata G. als Beitrag zur Kenntniss der Cestoden, *ibid.* V. 34, 1880, p. 175—254.
- 21) KÖHLER, E., Der Klappenapparat in den Excretionsgefäßen der Tänien, *ibid.* V. 57, 1894, p. 385—401, Diss. Rostock 1894.
- 22) LANG, A., Die Polycladen des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 11, 1884.
- 23) —, Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere, Jena 1894.
- 24) LEUCKART, R., Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herührenden Krankheiten, 2. Aufl., V. 1, Lief. 1—4, 1879—89.
- 25) LÖNNBERG, E., Ueber eine eigenthümliche Tetrarhynchidenlarve, in: Bihang Svenska Vetensk.-Akad. Handl., V. 15, Afd. 4, No. 7, Stockholm 1889. 8°. 48 SS.
- 26) —, Anatomische Studien über skandinavische Cestoden, *ibid.* V. 24, 1890—91.
- 27) —, Anatomische Studien über skandinavische Cestoden II, *ibid.* V. 24, No. 16, Stockholm 1892. 4°. 30 SS.
- 28) LOOSS, A., Ueber Amphistomum subclavatum RUD. und seine Entwicklung, in: Festschr. LEUCKART, 1892.
- 29) —, Die Distomen unserer Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers, in: Bibl. Zool., Heft 16, 1894.
- 30) —, Zur Anatomie und Histologie der Bilharzia haematobia (COBOLD), in: Arch. mikr. Anat., V. 46, 1895, p. 1—108.
- 31) LUNGWITZ, M., Taenia ovilla RIVOLTA, ihr anatomischer Bau und die Entwicklung ihrer Geschlechtsorgane, in: Arch. wiss. prakt. Thierheilk., V. 21, 1895, p. 105—159.
- 32) MEISENHEIMER, J., Organogenese einer Lungenschnecke, in: Z. wiss. Zool., V. 63, 1898, p. 574.
- 33) —, Zur Morphologie der Urniere der Pulmonaten, *ibid.* V. 65, 1899, p. 709.
- 34) MEISSNER, G., Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Bandwürmer, *ibid.* V. 5, 1854, p. 390.
- 35) MONTICELLI, F. S., Studii sui Trematodi endoparassiti. Primo contributo di osservazioni sui Distomidi, in: Zool. Jahrb., Suppl. 3, 1893.
- 36) NASSONOW, N., Zur Anatomie und Biologie der Nemathelminthen. 3. Theil. Ascaris decipiens KRABBE, A. osculata RUD., in: Arb. Lab. zool. Cab. Univ. Warschau, 1898, p. 61—86.

- 37) NICKERSON, W. S., On *Stichocotyle nephropis* CUNNINGHAM, a parasite of the American Lobster, in: Zool. Jahrb., V. 8, Anat., 1895, p. 447—480.
- 38) PINTNER, TH., Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 3, 1881, p. 163—242.
- 38a) —, Zu den Beobachtungen über das Wassergefäßsystem der Bandwürmer, *ibid.* V. 4, Heft 1, 1881, p. 121—123.
- 39) —, Studien an Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an andern Würmern, 1. Mittheil., in: SB. math.-nat. Cl. Acad. Wiss. Wien, V. 102, Abth. 1, 1894, p. 605—650.
- 40) —, Studien an Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an andern Würmern, 2. Mittheil., *ibid.* V. 105, Abth. 1, 1896.
- 41) PLATE, L. H., Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien, in: Jena. Z. Naturw., V. 12, 1885—86.
- 42) PLATNER, Beobachtungen am Darmcanal der *Taenia solium*, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1838, p. 572—74.
- 43) RIEHM, G., Untersuchungen der Bandwürmer der Hasen und Kaninchen, in: Z. ges. Naturw. Halle, V. 54, 1881, p. 220.
- 44) —, Studien an Cestoden, *ibid.* p. 545—610. Auch separat Diss. Halle 1881.
- 45) v. ROBOZ, Z., Beiträge zur Kenntniss der Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 37, 1882, p. 263—285.
- 46) SCHNEIDER, A., Untersuchungen über Plathelminthen, in: 14. Ber. Oberhess. Ges. Natur- und Heilk., 1873, p. 69—140. Auch separat Giessen 1875.
- 47) SCHÜBERG, A., Demonstration von *Distomum lanceolatum*, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 3. Vers., Göttingen 1894, p. 88.
- 48) —, Zur Histologie der Trematoden, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 10, 1895, p. 180.
- 49) SCHWARZE, W., Die postembryonale Entwicklung der Trematoden, in: Z. wiss. Zool., V. 43, 1886.
- 50) SOMMER, F., Ueber den Bau und Entwicklung der Geschlechtsorgane von *Taenia mediocanellata* KCHM. und *Taenia solium* L., *ibid.* V. 24, 1874, p. 499—563. Auch separat Beitrag zur Anatomie der Plattwürmer II, Leipzig 1874.
- 51) STEUDENER, F., Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden, in: Abh. naturf. Ges. Halle, V. 13, 1877, p. 277—316. Auch separat Halle 1877. 47 SS. 4<sup>o</sup>.
- 52) STILES, O. W. and A. HASSALL, A revision of the adult Cestodes of cattle, sheep and allied animals. Washington 1893, in: U. S. Dep. of agriculture, Bureau of anim. industry, Bulletin No. 4. 8<sup>o</sup>. p. 1—136.
- 53) TESSIN, G., Ueber Eibildung und Entwicklung der Rotatorien, in: Z. wiss. Zool., V. 44, 1886.
- 54) VEJDOVSKY, F., Die Embryonalentwicklung an *Rhynchelmis*, in: SB. böhm. Ges. Wiss., Prag 1886.

- 55) VOGEL, L., Ueber Bau und Entwicklung des *Cysticercus fasciolaris* RUD., in: Rundsch. Geb. Thiermed., Jg. 4, 1881, p. 41—60.
- 56) WAGNER, G., Entelminthica, I. Ueber *Tetrarhynchus*, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1851, p. 211—230.
- 57) WALTER, G., Beiträge zur Anatomie und Histologie einzelner Trematoden, in: Arch. Naturg., Jg. 24, V. 1, 1858, p. 269—297.
- 58) WILL, H., Anatomie von *Caryophyllaeus mutabilis* RUD., ein Beitrag zur Kenntniss der Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 56, p. 23—39. Auch Inaug.-Diss. Rostock 1893.
- 59) ZELINKA, C., II. Studien über Räderthiere, *ibid.* V. 44, 1886.
- 60) —, IV. Studien über Räderthiere, *ibid.* V. 47, 1888.
- 61) ZERNECKE, C., Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat., 1895, p. 92—161. Auch Diss.
- 62) ZSCHOKKE, F., Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes, 1888, in: Mém. Inst. nation. Genève, V. 17, 1886—1889, p. 1—396.

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 21 — 24.

Die Figuren sind sämtlich mit dem ZEISS'schen Zeichenapparat entworfen. Zur Conservirung des Materials ist Eisessigsublimat und zur Färbung der Schnitte HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin mit Vorfärbung in Eosin und Bordeaux-R. ausnahmslos verwendet. Die Bezeichnungen sind allgemein gültig.

<i>C</i> Capillare	<i>Nst</i> Nebenstamm
<i>C.St</i> Cuticula der Stämme	<i>Pst</i> Plasmastrang
<i>CH</i> Hauptcapillare	<i>Pz</i> Parenchymzelle
<i>CN</i> Nebencapillare	<i>Qa</i> Queranastomose
<i>C.W</i> Capillare der Wimperflammen	<i>Rm</i> Ringmuskelfaser
<i>Dc</i> Delta der Capillare	<i>Tr</i> Trichter
<i>Ep</i> Epithelzelle	<i>v.Z</i> vierte Zelle
<i>F</i> Flamme	<i>Wmk</i> Wimperzellkern
<i>Hst</i> Hauptstamm	<i>Wmpz</i> Wimperzelle
<i>M</i> Muskelfaser	<i>Wz</i> Wandzelle

### Tafel 21.

Fig. 1. Querschnitt durch einen Nebenstamm mit seinen lang gestielten Wandzellen und seiner Ringmusculatur; von *Taenia crassicollis*. 570 : 1.

Fig. 2. Wie Fig. 1 ohne Ringmuskelfasern.

Fig. 3. Theil einer Queranastomose mit den Wandzellen und drei zusammengehörigen Wimperflammen in der Entwicklung; von *T. crassicollis*. 1040 : 1.

Fig. 4. Flächenansicht der Wand des Hauptstamms mit dessen Matrixzellen; von *T. expansa*. 1240 : 1.

Fig. 5. Wandzellen des Hauptstamms auf dem Längsschnitt von *T. expansa*. 1240 : 1.

Fig. 6. Einzelne Wandzelle von der Fläche gesehen, wie Fig. 4, mit netzartiger innerer Structur; von *T. expansa*. 1240 : 1.

Fig. 7. Theil eines Querschnitts durch den Hauptstamm mit den Wandzellen; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 8. Flächenansicht eines Theils des Nebenstamms. Die Längsmuskelfasern laufen der Längsaxe des Nebenstamms parallel; von *T. expansa*. 1040 : 1.

Fig. 9. Vergrösserte Wandzelle einer Queranastomose mit Halsbildung; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 10. Wie Fig. 9. Der Kern ist weiter in das Plasma der Zelle vorgerückt und enthält zwei grosse dunkle Kerntheile. *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 11. Wandzellen der Schleifen des Excretionssystems mit mehreren Kernkörperchen (2—4) im Kern; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 12. Vergrösserte Wandzelle, die ein Stück vom Hauptstamm zurückgetreten ist, mit 4 Theilstücken des Kerns, von denen jedes von einem hellen Hof umgeben ist. Die Kerncontour tritt deutlich hervor; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 13. Wie Fig. 12. Die 4 Theilstücke des Kerns haben sich in einer Reihe angeordnet. Die Verbindung zum Hauptstamm ist nicht ganz getroffen, die Kerncontour verwischt; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 14. Die 4 Kerntheile haben sich im Plasma der ursprünglichen Wandzelle vertheilt. Aus der „vierten“, dem Hauptstamm zugewendeten Zelle geht der Plasmastrang zum Hauptstamm hervor; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 15. Das Plasma hat sich um die 4 Kerntheile angeordnet, Zellgrenzen sind aufgetreten. Die Verbindung der „vierten“ Zelle zum Hauptstamm ist im Schnitt nicht ganz zu verfolgen; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 16. Die 3 obern Zellen strecken sich in die Länge, stehen aber mit den Plasmafortsätzen der „vierten“ Zelle in Verbindung; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 17. An den 3 obern Zellen sind Flammen sichtbar, die in den Plasmafortsatz der „vierten“ Zelle eintauchen. An der Seite der „vierten“ Zelle hebt sich der Plasmafortsatz zum Hauptstamm deutlich ab und ist in zwei Aeste getheilt; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 18, 18a, 19. Die 3 obern Zellen werden spindelförmig. Die Flammen sind vom Plasma der „vierten“ Zelle umgeben, das sich gegen die Flammen immer schärfer abhebt und schliesslich in Fig. 19 als feine Linie, die den Trichter darstellt, erscheint. In Fig. 19 hebt sich der hohle Strang rechts von der „vierten“ Zelle deutlich ab. Die 3. Zelle liegt auf dem nächsten Schnitt; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 20. Weiteres Stadium als Fig. 19. Die Hauptcapillare hebt sich deutlich von ihrer Matrixzelle, der „vierten“, ab. An der Queranastomose ist eine Theilung der Hauptcapillare erkennbar; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 21. Weiter vorgeschrittenes Stadium von *T. expansa*. Die Trichter um die Flammen treten klar hervor, die „vierte“ Zelle liegt in der Mitte zwischen der Mündung und den drei Wimperflammen und

begleitet die Hauptcapillare mit starkem Plasmabelag. Die Mündung des Protoplasmastranges zeigt am Hauptstamm eine Deltabildung; von *T. expansa*. 1240 : 1.

Fig. 22. 3 Wimperflammen mit ihren Capillaren, der „vierten“ Zelle und einem Theil der Hauptcapillaren. In den Flammen tritt eine feine Streifung auf, die durch den heller gefärbten obern Theil der Flammen bis in die Kappe zu verfolgen ist; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 23. Fast ausgebildetes Stadium mit den 3 Wimperflammen der „vierten“ Zelle und der Hauptcapillare zum Hauptstamm. Um die 3 Wimperflammen erscheint ein hellerer Hof, der sich gegen das benachbarte Gewebe abgrenzt. Die „vierte“ Zelle liegt in einer Theilung der Hauptcapillaren, ihr Plasma erstreckt sich auf den ganzen Verlauf derselben; von *T. crassicollis*. 1040 : 1.

### Tafel 22.

Fig. 24 u. 25. Etwas weitere Entwicklungsstadien von *T. crassicollis* und *T. expansa*. 1240 : 1.

Fig. 26. 3 zusammengehörige Wimperflammen mit reicher Fortsatzbildung oberhalb des Kerns. Die mittlere ist von der Fläche, die beiden andern mehr von der Seite dargestellt.

Fig. 27. 3 zusammengehörige, ausgewachsene Wimperflammen mit der zum Hauptstamm führenden Hauptcapillare. Die „vierte“ Zelle liegt in der Mitte zwischen der Mündung und der Vereinigung der 3 Capillaren der Wimperflammen. Unterhalb der „vierten“ Zelle befindet sich ein kleiner, blinder Fortsatz. Um jede Wimperflamme fällt ein hellerer Raum auf; von *T. crassicollis*. 1040 : 1.

Fig. 28. Wimperflamme, deren Zellplasma noch eine einheitliche Masse bildet. Die Streifen in der Flamme durchsetzen die Kappe derselben und sind bis zum Kern zu verfolgen; von *T. expansa*. 1240 : 1.

Fig. 29. Wimperflamme von *T. expansa* wie Fig. 28. In dem untern Theil des Trichters sind mehrere dunkle Stäbchen zu erkennen. Die Wandzellen des Hauptstamms sind deutlich erkennbar. 1240 : 1.

Fig. 30a u. b. Wimperflammen von *T. crassicollis*, deren Fortsätze sich im Parenchym vertheilt haben. In Fig. 30a ist eine Spalte in der Flamme sichtbar, die Flamme selbst ist hier nicht ganz von der Seite, in Fig. 30b von der Fläche gezeichnet. 1240 : 1.

Fig. 31. Wie Fig. 30, von *T. expansa*. 1240 : 1.

Fig. 32. Wimperflamme, deren Plasma sich in Fortsätze gespalten hat, die sich aber noch nicht im Gewebe vertheilt haben. Streifung der Flamme und des Plasmas; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 33a u. b. Wimperflamme von *Cyst. tenuicollis*. In a ist der aus einzelnen Stäbchen bestehende Trichter, in b die Streifung der Flamme und die nach innen vorspringende Verdickung der Trichter dargestellt, wie Fig. 32, 30a und b und 28. 1240 : 1.

Fig. 34. Theilung der Capillare an der Anlagerungsstelle des Kerns der „vierten“ Zelle; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 35—37. Die „vierte“ Zelle, innerhalb welcher die Hauptcapillare verläuft. An der Stelle des Kerns ist die Capillare ausgebuchtet; von *T. expansa*. 1240 : 1.

Fig. 38. Theilungsstelle der Hauptcapillare in die 3 Capillaren der Wimperflammen mit der „vierten“ Zelle. Das Plasma der „vierten“ Zelle tritt deutlich an der Hauptcapillare wie an den Capillaren der Wimperflammen hervor. Der Pfeil weist auf den Hauptstamm hin, wie in Fig. 34—37; von *T. expansa*. 1240 : 1.

Fig. 39. Uebersicht der Theilungsstelle der Queranastomose mit der Klappe. Durch die rechte Wurzel steht die Queranastomose mit dem Hauptstamm in Verbindung. Der dunklere Theil ist die von den Muskelfasern durchzogene Klappe. Der am weitesten nach aussen gelegene helle Raum stellt das Lumen des Hauptstamms auf dem Querschnitt in der Höhe der Klappe dar; *T. crassicollis*. 275 : 1.

Fig. 40. Das in Fig. 39 fehlende Stück der Klappe wegen des Verlaufs der Muskelfasern stark vergrössert. 1040 : 1.

Fig. 41. Rand der Klappe von Fig. 39 mit den Muskelfasern; von *T. crassicollis*. 1040 : 1.

Fig. 42 u. 43. 2 auf einander folgende Schnitte mit der Ausmündung eines Foramen secundare. In Fig. 42 sind 3 kleine Canäle zu erkennen, die die Cuticula durchbrechen. In Fig. 43 sind zwei weitere sichtbar, in der Mitte der Ausbuchtung des Hauptstamms befindet sich auf der Cuticula eine dunkle, kernähnliche Protoplasmanasse, in deren Umgebung die Ausmündungen der kleinen Canäle gelegen sind. In Fig. 42 findet sich noch links von der ersten Ausbuchtung eine zweite, deren Canäle die Cuticula noch nicht durchbrechen; von *Cyst. fasciolaris*. 1240 : 1.

Fig. 44. Ausbuchtung des Hauptstamms mit Foramen secundare. Auf jeder Seite von der dunklen Plasmamasse auf der Cuticula mündet ein Canal nach aussen. Die Ausbuchtung selbst ist in zwei Arme geschieden; von *Cyst. fasciolaris*. 1240 : 1.

Fig. 45. Foramen secundare vom Nebenstamm, jederseits von dem dunklen Plasmahaufen auf der Cuticula durchbricht sie ein Canal. Oberhalb der Ausmündung verbindet sich eine Ausbuchtung eines zweiten Nebenstamms mit dem ersten. Der letztere ist von Längsmuskelfasern begleitet; von *Cyst. fasciolaris*. 1240 : 1.

Fig. 46 u. 47. Capillaren am Hauptstamm mit Knospen- und Deltabildung von ausgebildeten Proglottiden von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

### Tafel 23.

Fig. 48. Die Capillaren des Hauptstamms mit ihren Seitencapillaren zum Nebenstamm und deren Deltabildung. Die Anpassung der Hauptcapillaren an die Lage der zugehörigen Wimperflammen, von Capillare 1—7 zunehmend; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 49. Die an der medianen Seite einmündenden Capillaren des Nebenstamms ohne Deltabildung; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 50. Deltabildung der Capillaren des Hauptstamms aus einer ausgebildeten Proglottis mit zwei Jugendstadien von Wimperflammen. Die blau gezeichnete Capillare umfasst guirlandenartig den Hauptstamm mit 5 Nebensprossen. Auf der Höhe der letzten ist eine neue Knospe zum Nebestamm aufgetreten. Die mit einem Pfeil bezeichneten Nebencapillaren erreichen den Nebestamm; von *T. crassicollis*. 1240 : 6.

Fig. 51. 2 Capillaren des Hauptstamms mit ihren Nebencapillaren. Die beiden Stämme stehen durch eine weite Capillare ohne Wimperflammenbildung, die sich gegen den Nebestamm in 2 Canäle spaltet in Verbindung; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 52. Capillaren des Hauptstamms mit ihren Nebencapillaren Anpassung an die Lage der lateral vom Hauptstamm gelegenen Wimperflammen; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

Fig. 53. Eine Capillare des Hauptstamms mit 2 Nebencapillaren; von *T. crassicollis*. 1240 : 1.

#### Tafel 24.

Fig. 54. Flächenschnitt vom Hintertheil einer Cercarie mit den beiden sich zu einem gemeinschaftlichen Canal vereinigenden Excretionscanälen. An dem gemeinsamen Canal hat eine Zellenvermehrung stattgefunden. Die beiden nach vorn laufenden Zellenreihen bestehen aus einzelnen, hinter einander gelagerten Zellkernen in einem Plasmaschlauch; von einer Cercarie aus *Limnaeus stagnalis*. 570 : 1.

Fig. 55. Eine von einem Canal durchbohrte Zellenreihe (a) und den sich ableitenden Wimperflammen (b); von einer Cercarie aus *Limnaeus stagnalis*. 1040 : 1.

Fig. 56. Querschnitt durch eine Cercarie in der Höhe der Vereinigung der Zellenreihen. Die Wimperflammen sind einzeln mit dem Excretionsstamm verbunden und nehmen mit der Entfernung vom Stamm an Grösse zu. Mehrfach sind die Capillaren ziemlich weit zu verfolgen; von einer Cercarie aus *Limnaeus stagnalis*. 1040 : 1.

Fig. 57. Wimperflammen von *Distomum lanceolatum* am Ende des Nebestamms. 1040 : 1.

Fig. 58a u. b. 2 neben einander liegende Wimperflammen in 2 Schnitten. In a ist ein Theil der Wimperflamme von b getroffen. Jede Wimperflamme hat ihren Trichter und Kern, die beide in einem gemeinsamen Plasma liegen; von *Dist. lanceolatum*. 1040 : 1.

Fig. 59. 2 Wimperflammen am Ende eines Nebestamms mit gemeinschaftlichem Kern und Trichter; von *Dist. lanceolatum*. 1040 : 1.

Fig. 60a u. b. 2 Schnitte, die so auf einander gehören, dass die mit einem Kreuz bezeichneten Flammen über einander liegen. Wir haben dann 2 Flammen mit eigenen Kernen und Trichtern und neben diesen noch 5 Jugendstadien von Flammen; von *Dist. lanceolatum*. 1040 : 1.

Fig. 61. 2 über einander liegende Flammen mit eigenen Trichtern, Kernen und Capillaren. Die Capillaren münden in den Nebenstamm ein, aus dem noch eine weitere hervorgeht, deren Flamme schon ein Stück sich entfernt hat; von *Dist. lanceolatum*. 1040 : 1.

Fig. 62. Theil des mit Wimpern und Wimperschöpfen besetzten Hauptcanals von *Cercariaicum heliciis* mit seinen mächtigen Wandzellen. 1040 : 1.

# Ueber *Thélohania mülleri* (L. Pfr.).

Von

Dr. Walter Stempell,

Privatdocent in Greifswald.

---

Hierzu Tafel 25.

## Einleitung.

In einer vorläufigen Mittheilung (1901, p. 157, 158) habe ich bereits einiges über die Entwicklung der in *Gammarus pulex* (L.) schmarotzenden *Thélohania mülleri* (L. PFR.) berichtet. Die reifen Sporen dieses Parasiten wurden unter dem Namen *Glugea mülleri* zuerst von L. PFEIFFER [1895a, p. 21, 22, fig. 13; 1895b, p. 24, 54—60, 72, fig. 13b, 29—31, p. 66, fig. 37 B<sup>1</sup>)] beschrieben und wegen des Vorhandenseins eines Polfadens in jeder Spore zu den Mikrosporidien gestellt. Auch über die Art und Weise des Vorkommens der Parasiten in den Muskeln des *Gammarus* macht PFEIFFER (l. c.) mehrere Angaben; doch gelang es ihm nicht, die Entwicklung dieser Mikrosporidien genauer festzustellen, und er begnügt sich auf Grund einiger Beobachtungen mit der Annahme, dass die Entwicklung in ganz ähnlicher Weise verlaufe wie diejenige anderer *Thélohania*-Arten, die von HENNEGUY u. THÉLOHAN (1892a, p. 621—627, 629—632, tab. 4, fig. 1—8; 1892b, p. 344) untersucht worden waren. Da PFEIFFER (1895b, p. 55, 72) die Zahl der Sporen in einem „Sporoblasten“ als schwankend angegeben hatte, so wurden die *Gammarus*-Mikrosporidien später von LABBÉ (1899, p. 109)<sup>2</sup>) zu der Gattung

---

1) Wie mir Herr Geh.-Rath PFEIFFER auf eine briefliche Anfrage freundlichst mittheilte, bezieht sich diese l. c. irrthümlicher Weise als „Sporenbildung der *Glugea leydigii*“ bezeichnete fig. 37 B auf *Th. mülleri*. Dieselbe Figur war bereits früher (1895a, p. 22, fig. 13) unter richtiger Bezeichnung publicirt.

2) Es sei hier darauf hingewiesen, dass die von LABBÉ für *Th. mülleri* gegebenen Citate theilweise ungenau, theilweise auch direct falsch sind (cf. die von mir oben gegebenen Citate).

*Plistophora* gestellt. Wie ich schon in meiner vorläufigen Mittheilung (1901, p. 157) betont habe, ist indessen nach dem mir vorliegenden Material als Normalzahl der Sporen doch 8 anzunehmen, und es dürfte daher am richtigsten sein, unsere Parasiten in der von HENNEGUY begründeten Gattung *Thélohania* unterzubringen, vorausgesetzt, dass man die Sporenzahl als Gattungscharakter überhaupt aufrecht erhalten will.

An günstigem und reichlichem Material aus der Gegend von Greifswald gelang es mir, einige Punkte aus der Entwicklungsgeschichte dieser Parasiten aufzuklären. Es treten in dem Entwicklungscyclus mindestens zwei verschiedene Formtypen auf: erstens die sich durch Zweitheilung und Knospung vermehrenden, jeden Falls zur Autoinfection dienenden Meronten und zweitens die durch Sporogonie in Dauersporen zerfallenden Sporonten, deren beschaltete Sporen vermuthlich allein die Weiterverbreitung der Art, die Neuinfection anderer Wirthe bewirken.

Wenn die vorliegenden Resultate auch in mancher Beziehung noch grosse Lücken aufweisen, da manche Punkte in dem Entwicklungscyclus, z. B. die Art und Weise der Neuinfection, noch nicht vollkommen aufgeklärt werden konnten, so glaube ich doch, mit der Veröffentlichung der bisherigen Ergebnisse nicht länger zögern zu sollen, zumal dieselben immerhin einige interessante Einzelheiten bieten.

Nach einem Capitel, welches den angewandten Untersuchungsmethoden gewidmet ist, werde ich zunächst die allgemeinen Beziehungen zwischen Wirth und Parasit behandeln, um dann die Entwicklung und den Vermehrungsmodus der Meronten und Sporonten sowie die Ergebnisse der Infectionsversuche zu erörtern.

### Material und Untersuchungsmethoden.

Reichliches Untersuchungsmaterial boten selbst während des Winters die Gammari, welche in grossen Mengen einen bei Eldena i. P. in den Greifswalder Bodden mündenden, schnell fliessenden Bach, den sog. Bierbach, bevölkerten. Ohne grosse Mühe konnte ich hier im November und December 1900 sowie im März 1901 oft im Laufe weniger Stunden Dutzende von Flohkrebse erbeuten<sup>1)</sup>, welche mehr oder minder stark mit den Parasiten besetzt waren und die durch ihre trüb weissliche Färbung von den gesunden Exemplaren leicht zu unter-

---

1) Zu der Zeit, als ich sammelte, waren in dem betreffenden Bach ca. 8 Proc. aller Flohkrebse von den Parasiten befallen.

scheiden waren (cf. Fig. 1a, b u. 2). In grossen flachen Glasschalen, sog. Krystallisationsschalen, welche reichlich mit Wasserpflanzen besetzt an einem kühlen Orte aufgestellt waren, konnten die gefangenen Gammari lange Zeit am Leben erhalten werden.

Die Untersuchung der Parasiten wurde zunächst an frischem Material vorgenommen. Ein inficirter *Gammarus* wurde mit einer Schere ungefähr in der Körpermitte quer durchgeschnitten, die an den Schnittflächen austretende Flüssigkeit, welche meist massenhafte Parasiten enthielt, wurde auf einen Objectträger gebracht, mit einem Deckglas bedeckt und untersucht. Bei der Kleinheit der Objecte konnte diese Untersuchung natürlich nur mittels sehr starker Systeme erfolgen, und es wurde daher fast ausschliesslich die ZEISS'sche Apochromat-Oelimmersion (Brennw. 2 mm, num. Ap. 1,30) in Verbindung mit den Compensations-Ocularen 4, 6, 8, 12 und 18 benutzt. Bei Anwendung von Gasglühlicht und Einschaltung einer grossen Sammellinse zwischen Lichtquelle und Spiegel des Mikroskops konnte selbst mit Ocular 18 noch ganz bequem gearbeitet werden. Sehr störend bei der Beobachtung des frischen Materials ist die lebhafteste Molecularbewegung der kleinen Objecte in der umgebenden Flüssigkeit; es wird nicht nur das Messen dadurch sehr erschwert, sondern auch eine sichere Feststellung kleiner Gestaltveränderungen und Eigenbewegungen so gut wie unmöglich gemacht. Theilweise schon aus diesem Grunde musste ich bald darauf verzichten, die Entwicklung der Parasiten durch directe Beobachtung der betreffenden Vorgänge am einzelnen lebenden Object festzustellen. Mancherlei Versuche, die gemacht wurden, um diese Schwierigkeiten zu überwinden, sind gescheitert. So haben z. B. Versuche mit Plattenculturen, welche mittels KOCH'scher Nährgelatine nach dem in der Bakteriologie üblichen Verfahren hergestellt wurden, zu keinem sichern Ergebniss geführt, weil die Parasiten selbst in stark verdünnter Nährgelatine immer bald zu Grunde gingen. Wurde die Parasitenmasse in ganz dünner Schicht auf ein Deckglas aufgetragen, dieses dann mit der Parasitenschicht nach unten auf einen Objectträger mit Hohlschliff gelegt und an den Rändern mit Vaseline verschlossen, so fiel zwar die Molecularbewegung fast ganz fort; eine längere Zeit fortgesetzte Beobachtung einzelner Parasiten war aber auch bei dieser Methode unmöglich. Einmal starben nämlich gerade die Meronten und jungen Sporonten, auf deren Weiterentwicklung es vornehmlich ankam, sehr bald ab, und ferner änderten die Parasiten in der zwischen zwei Beobachtungen gelegenen Zeit ihre Lage doch so beträchtlich, dass es selbst bei Zuhülfenahme eines beweglichen

Objecttisches mit Nonius meist nicht möglich war, dieselben Parasitenindividuen wieder aufzufinden. Es scheint überhaupt, als ob die gesammten Entwicklungsvorgänge sich bei den vorliegenden Parasiten nur sehr langsam und träge abspielen; so ist es mir z. B. selbst bei Stunden langer Beobachtung desselben Objects niemals gelungen, irgend welche Veränderungen wahrzunehmen. Indessen lässt sich auf anderm Wege doch eine annähernd sichere Erkenntniss des Entwicklungsganges erlangen. Da mir sehr reichliches Material zur Verfügung stand, so konnte ich eine grosse Anzahl von Gammari auf ihren Parasiteninhalt untersuchen, und da machte es keine Schwierigkeiten, eine lückenlose Reihe der verschiedenen Stadien aufzustellen, deren Combination den ganzen Vorgang mit unzweifelhafter Sicherheit veranschaulicht. Für gewisse Zwecke, z. B. um die in einem Sporenballen vereinigten reifen Sporen zählen und isolirt betrachten zu können, ist es vortheilhaft, einen starken Druck auf das Deckglas auszuüben, ein Verfahren, welches allerdings die Gestalt aller grössern Objecte erheblich verändert. Um bestimmte, an den frischen Sporen sonst nicht sichtbare Einzelheiten zu studiren, werden dieselben ferner mit verschiedenen Reagentien, nämlich Osmiumsäure, Essigsäure, Salpetersäure, Aether, Bromwasser und Iodtinctur behandelt. Speciell die Iodtinctur ist ein treffliches Mittel, um die Polfäden zur Ansicht zu bringen. Ausserdem wurden auch noch die Veränderungen studirt, welche die Parasiten in solchen Thieren erlitten, die kürzere oder längere Zeit todt im Wasser gelegen hatten. Endlich habe ich künstliche Infectionsversuche an gesunden Gammari angestellt. Es wurden zu dem Behufe je 3—4 anscheinend gesunde Thiere in besondere Gefässe mit reinem, reichliche Wasserpflanzen enthaltendem Wasser gesetzt. Dann wurden stark inficirte Gammari lebend in kleine Stückchen zerschnitten und diese in die Zuchtgefässe gestreut. Alsbald konnte man beobachten, dass sämmtliche Gammari von diesen Stückchen zu fressen begannen. In einigen der Zuchtgefässe wurde das Wasser aus weiter unten anzugebenden Gründen einmal oder auch längere Zeit hindurch täglich erneuert. Da immer eine grössere Anzahl solcher Infectionsgefässe zu gleicher Zeit angesetzt wurde, so konnten längere Zeit hindurch täglich Gammari behufs Untersuchung aus den Gefässen entnommen werden. Zur Untersuchung wurde den Thieren der Kopf und das Hinterende mit einer Schere abgeschnitten, dann der Darmcanal herausgezogen, von den Leberschläuchen befreit und in zerzupftem Zustande untersucht.

Zur Erforschung der an frischem Material nicht festzustellenden

Kernverhältnisse bei den verschiedenen Parasitenformen war es endlich unumgänglich nöthig, gut gefärbte Dauerpräparate herzustellen. Als das beste Mittel zur Erlangung schöner Dauerpräparate bewährte sich die von SCHAUDINN (1900, p. 210, 211) für die Coccidien empfohlene Ausstrich- und Färbemethode, die fast unverändert zur Anwendung gelangte. Es wurde die Körperflüssigkeit mit den Parasiten, resp. der Darminhalt der künstlich inficirten Thiere in mehr oder minder dünner Schicht auf ein Deckglas ausgestrichen und dann das Deckglas mit der Parasitenschicht nach unten in ein Gefäß geworfen, welches eine heisse Mischung von 2 Theilen kalt gesättigter wässriger Sublimatlösung, 1 Theil absoluten Alkohols und einer Spur Eisessig enthielt. Die aufgestrichene Schicht gerinnt bei diesem Verfahren sofort und kann nun etwa wie ein aufgeklebter Schnitt weiter behandelt werden. Nachdem durch Iodalkohol das Sublimat entfernt worden war, kamen die Deckglas-Ausstrichpräparate meistens in eine sehr dünne Lösung von DELAFIELD'schem Hämatoxylin (ca. 1 ccm Hämatoxylin + 200 ccm Aqua destillata), und zwar thut man gut, diese Lösung sehr lange, mindestens 3—4 Tage lang, einwirken zu lassen, da die Kerne der Parasiten sich nur schwer färben und zudem eine Ueberfärbung selbst bei noch längerem Aufenthalt der Präparate in der Hämatoxylinlösung im allgemeinen nicht zu befürchten ist. Nur bei den reifen Sporen ist es zuweilen vortheilhaft, die Farbe mit Salzsäure-Alkohol etwas auszuziehen. Eine ganz ähnliche Kernfärbung wie mit der dünnen Hämatoxylinlösung erzielt man auch mit der Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN-BENDA, wenn man die Ausstrichpräparate einfach mit 3proc. wässriger Eisenammoniumsulfat-Lösung beizt und mit 1proc. wässriger Hämatoxylinlösung färbt, ohne sie, wie das ja sonst bei der Eisenhämatoxylinmethode geschieht, zuletzt noch mit der Beizflüssigkeit zu differenziren. Leider bilden sich dabei häufig störende Niederschläge, und die einfache Hämatoxylinfärbung ist daher im allgemeinen vorzuziehen. Für Specialzwecke wurde die ursprünglich von ROMANOWSKY für die Kernfärbung der Malariaparasiten angegebene und später von ZIEMANN (1898) verbesserte Methylenblau-Eosinfärbung in folgender Modification angewandt. Die mit Iodalkohol gut ausgewaschenen Deckglas-Ausstrichpräparate kamen zunächst in Wasser und dann auf  $\frac{1}{2}$  Stunde in die frisch hergestellte, unfiltrirte Mischung von 1 Theil einer 1proc. wässrigen Lösung des Methylenblau medicinale purissimum (GRÜBLER) und 7 Theilen einer 1proc. wässrigen Lösung von Eosin (Höchst). Dann wurden die Präparate in Wasser abgespült, schnell in 90proc. und

absolutem Alkohol entwässert, in Xylol aufgehellt und in Canadabalsam eingeschlossen. Wenn man die Präparate nicht zu lange im Alkohol liegen lässt, erhält man durch diese Methode eine besonders schön differenzierte Kernfärbung der reifen Sporen, während die jugendlichen Sporonten und die Meronten — vermuthlich in Folge zu schnellen Ausziehens der Farbe — keine Kernfärbung aufweisen. Lässt man die Präparate nach der Färbung einfach antrocknen, wie etwa Malaria-präparate, so bekommt man zwar eine leuchtend violette Kernfärbung auch bei den Meronten und jugendlichen Sporonten, aber alle Elemente schrumpfen dabei so sehr, dass diese Methode nicht zu empfehlen ist. Ausser den bisher genannten Fixirungs- und Färbemethoden wurden noch verschiedene andere, aber mit weniger gutem oder ganz negativem Erfolge angewendet. Ein Versuch, eventuelle karyosomartige Bestandtheile der Parasitenkerne nach Osmiumsäurefixirung mit Pikrokarmin zu färben, misslang u. a. vollkommen. Durch Plasmafärbestoffe, wie z. B. Bordeaux-S, lässt sich zwar eine intensivere Färbung des Protoplasmas der Parasiten erreichen, irgend welche besondern Vortheile bietet diese Methode aber auch nicht. Neben der Ausstrichmethode wurde dann noch die Schnittmethode angewandt, um die Verbreitung und Vertheilung der Parasiten in den Geweben des Wirths festzustellen. Zu diesem Zweck wurden zahlreiche inficirte Gammari in kochendem Sublimat-Alkohol (nach SCHAUDINN) fixirt, mit Iodalkohol behandelt, in Paraffin eingebettet und in möglichst feine, ca. 2—4  $\mu$  dicke Transversal- und Sagittalschnitte zerlegt. Für die Färbung der Schnitte gelangten dieselben Methoden zur Anwendung wie für die Ausstrichpräparate. Auch hier ergab lange Färbung mit dünnem Hämatoxylin die beste Kernfärbung der einzelnen Parasiten. Als vortreffliches Mittel, um die Parasiten durch Contrastfärbung gegen das umliegende Muskelgewebe des Wirths scharf hervortreten zu lassen, erwies sich die ROMANOWSKY-ZIEMANN'sche Methode in der oben angegebenen Modification. Wenn man beim Entwässern und dem damit verbundenen Ausziehen der Farbe durch Alkohol die richtige Zeitdauer abpasst, so gelingt es sogar, mit dieser Methode eine verschiedene Färbung der jungen Entwicklungsstadien der Parasiten und der reifen Sporen zu erhalten (cf. Fig. 4 *p* u. *p*<sub>1</sub>). In solchen gelungenen Präparaten erscheinen die Kerne der Zellen des Wirths blau, das Protoplasma der Wirthszellen, besonders die Musculatur, rosa, die reifen Sporen der Parasiten violett und die überall zwischen diese eingesprengten jugendlichen Sporonten und Meronten hell blau, resp. bei längerem Ausziehen matt rosa. Eine ähnliche, aller-

dings nicht so schöne Differenzirungsfärbung erhält man übrigens auch bei Anwendung der Eisenhämatoxylin-Methode nach HEIDENHAIN-BENDA, wenn man lange in der Eisenammoniumsulfat-Lösung differenzirt.

Alle einzelnen Entwicklungsstadien der Parasiten wurden wegen der Kleinheit der Objecte bei 2250facher Vergrößerung (ZEISS'sche Apochromat-Oelimmersion 2 mm, Apert. 1,30, Compens.-Ocular 18) gezeichnet. Die mikrophotographischen Aufnahmen der Schnitte in Fig. 3 und 4 sind von dem Geschäftsführer der Firma C. ZEISS, Herrn R. HÄNSEL in Berlin, mit gewohnter Meisterschaft hergestellt worden, die Habitusbilder der inficirten und nicht inficirten Gammari in Fig. 1 a u. b und Fig. 2 verdanke ich der freundlichen Bereitwilligkeit der Frau Dr. A. HILDEBRAND in Greifswald, welche mich bei diesen Aufnahmen in liebenswürdigster Weise unterstützt hat.

### Allgemeine Beziehungen zwischen Parasit und Wirth.

Alle hier beschriebenen Entwicklungsstadien der Parasiten, mit Ausnahme der durch die Infectionsversuche erhaltenen, finden sich ausschliesslich in den Muskeln des *Gammarus pulex* (L.). In sämtlichen andern Geweben, u. a. in den Eierstockseiern, wo besonders danach gesucht wurde, fehlen die Parasiten selbst dann, wenn bei dem betreffenden Thier eine starke Muskelinfection besteht. Schon makroskopisch erscheinen die Parasitenmassen als scharf begrenzte, weisse oder schwach gelbliche Striche und Flecke, welche den inficirten Thieren bei mittelstarker Infection ein scheckiges Aussehen verleihen (Fig. 1a u. b). In Fällen sehr starker Infection, wie sie übrigens nicht nur bei ältern, sondern auch bei jugendlichen Individuen vorkommen, fliessen die Flecke und Striche dann immer mehr zusammen, und es resultirt schliesslich eine fast vollkommene Weissfärbung und Undurchsichtigkeit des ganzen Wirthskörpers. Die Angabe L. PFEIFFER'S (1895a, p. 21; 1895b, p. 24, 57), dass die aus verschiedenen Fundorten stammenden Parasiten verschiedene Muskelgruppen des *Gammarus* bevorzugten, kann ich an meinem aus Eldena stammenden Material nicht bestätigen: die Parasiten waren in den von mir untersuchten Thieren meist ziemlich gleichmässig vertheilt und fanden sich bei einem und demselben Thier sowohl in der Rumpfmusculatur als auch in den Muskeln der Extremitäten (cf. Fig. 1a u. b, Fig. 3 p). An Schnitten durch inficirte Muskelbündel lässt sich leicht feststellen, dass die schlauchförmigen Parasitenmassen gewöhnlich nicht auf allen Seiten von dem Rest des befallenen Muskelbündels umhüllt werden, sondern dass sie der unversehrten Partie desselben meist seitlich an-

liegen (Fig. 3, 4), ein Umstand, der darauf hindeutet, dass die Infection an der Aussenfläche des Muskelbündels beginnt. Dabei bleibt die das Muskelbündel umhüllende Bindegewebslamelle erhalten (Fig. 4 *bg*), und diese stehen bleibende Muskelfascie des Wirths ist es auch allein, welche die im Muskel liegenden Parasiten zusammenhält, da — ebenso wie bei der nahe verwandten *Thélohania octospora* HENNEG. (HENNEGUY, 1888, p. 166) — auch bei *Th. mülleri* der schlauchförmigen Parasitenmasse eine Eigencyste fehlt (cf. auch L. PFEIFFER, 1895b, p. 57). Muskelfasern des Wirths und Parasitenmasse sind daher nirgends durch irgend welche Hülle von einander geschieden, ja, man bemerkt nicht einmal, wie schon L. PFEIFFER (1895b, p. 57) hervorgehoben hat, irgend welche pathologischen Veränderungen an den deutlich quer gestreiften Muskelfasern, welche der Parasitenmasse unmittelbar benachbart sind (cf. die ähnlichen Angaben HENNEGUY's [1888, p. 164] über *Th. octospora*). Ob eine Kernvermehrung in den noch nicht inficirten Muskelfasern stattfindet, wie L. PFEIFFER (1895b, p. 57) bemerkt, habe ich niemals mit Sicherheit feststellen können. Trotzdem wird die Muskelsubstanz von der *Th. mülleri* — im Gegensatz zu *Th. octospora* HENNEG. und *Th. giardi* HENNEG. (HENNEGUY u. THÉLOHAN, 1892a, fig. 1, 2 u. 9) — fortdauernd zerstört, und diese Zerstörung kann so weit gehen, dass schliesslich die gesammte contractile Substanz eines Muskelbündels durch die Parasiten vernichtet ist. Merkwürdiger Weise bleiben oft einzelne Muskelfasern und gröbere Bindegewebsstränge inmitten der Parasitenmasse stehen. Eine besondere Widerstandsfähigkeit scheinen die Kerne der Muskelfasern, resp. des interfibrillären Bindegewebes zu besitzen, wenigstens findet man solche scheinbar ganz unversehrten Kerne, die durch dünne Stränge unter einander verbunden sind, häufig zwischen den Parasiten (cf. auch L. PFEIFFER, 1895b, p. 57, 59). An Schnittpräparaten sowie an Deckglas-Ausstrichpräparaten von frischem und conservirtem Material sieht man, dass die Parasitenmasse selbst aus lauter einzelnen, von einander vollständig isolirten Parasitenindividuen in den verschiedensten Entwicklungsstadien besteht. Eine protoplasmatische Grundsubstanz, in welche die Sporonten etwa wie die Pansporoblasten anderer Myxosporidien eingebettet wären, ist bei *Th. mülleri* nirgends vorhanden (cf. auch L. PFEIFFER, 1895b, p. 59). Auch scheint in den Muskeln des *Gammarus* selbst niemals ein Zerfall der reifen Sporonten in einzelne isolirte Sporen stattzufinden, wie dies z. B. in den Cysten der sog. *Glugea lophii* vorkommen soll (cf. DOFLEIN, 1898, p. 334; MRÁZEK, 1900, p. 4).

Die Lagerung und Vertheilung der verschiedenen Entwicklungsstadien in der Parasitenmasse ist bei Anwendung einer differenzirenden Färbemethode an Schnitten leicht zu ermitteln. Die grosse Hauptmasse bilden in stark inficirten Wirthen die reifen Sporonten (Fig. 4 p), während die meist in geringerer Anzahl vorhandenen Meronten und unreifen Sporonten unregelmässige, zwischen die reifen Sporontenmassen hier und da eingesprengte Bezirke einnehmen (Fig. 4 p, ). Eine bestimmte Gesetzmässigkeit ist in der Lagerung dieser unreifen Formen nicht zu erkennen; man findet sie zwar häufig am Rande der Parasitenmasse, doch ebenso oft auch in der Mitte derselben. Es ist das wohl einfach so zu erklären, dass die einzelnen Individuen der Parasitenmasse bei den lebhaften Muskelcontractionen des Wirths gegen einander in gewissem Grade verschoben werden können.

Eine pathologische Wirkung der Parasiten auf den Wirth ist merkwürdiger Weise auch an stark inficirten Thieren nicht deutlich wahrzunehmen. Selbst solche *Gammari*, deren Musculatur zum grössten Theil von den Parasiten zerstört ist, schwimmen scheinbar fast ebenso munter und geschickt umher wie die gesunden Thiere. Auch die Angabe L. PFEIFFER'S (1895b, p. 55), dass die stark inficirten Thiere in der Gefangenschaft schneller absterben als die gesunden, kann ich nicht ohne weiteres bestätigen; zwar starben immer einige der inficirten Thiere bald nach der Gefangennahme ab, aber die grosse Mehrzahl blieb doch am Leben. Ich habe gesunde wie kranke *Gammari* in flachen Glasschalen mit reichlichem Pflanzenwuchs 3 Monate lang lebend erhalten und konnte bei den einmal an die Gefangenschaft gewöhnten kranken Thieren nicht die geringste Abnahme der Lebensenergie beobachten. Als Curiosum sei z. B. erwähnt, dass ein solcher stark inficirter und lange in Gefangenschaft gehaltener *Gammarus*, der behufs photographischer Aufnahme mittels Chloroform bis zur Bewegungslosigkeit betäubt worden war, selbst diese tiefe Narkose überstand und, in frisches Wasser gebracht, nach einigen Stunden wieder munter umherschwamm! Trotz dieser Lebensfähigkeit der inficirten Thiere wird man aber wohl doch annehmen müssen, dass sie bei vollständiger Zerstörung ihrer Musculatur durch die Parasiten schliesslich einmal an denselben zu Grunde gehen. In welcher Weise durch solche abgestorbenen Thiere vermuthlich die Neuinfection anderer Individuen erfolgt, soll in dem Capitel „Infectionsversuche“ auseinander gesetzt werden.

### Die Meronten.

Schon bei Durchmusterung der Schnitte, noch leichter aber in frischen und conservirten Deckglas-Ausstrichpräparaten findet man zwischen den kugligen Sporulationsformen regelmässig mehr oder minder zahlreiche, etwas kleinere Formen, die ich wegen ihrer charakteristischen Vermehrungsart als Meronten bezeichnet habe<sup>1)</sup>. Da dieselben in fortwährender Vermehrung durch Theilung resp. Knospung begriffen sind, so ist ihre Grösse natürlich äusserst verschieden; sie schwankt im Allgemeinen bei den normalen, ungetheilten Individuen (Fig. 5—8, 18, 20—23) zwischen 2 und 6  $\mu$ , kann aber in noch näher zu besprechenden anormalen Fällen weit über die obere Grenze hinausgehen. Charakteristisch ist für die Meronten die ziemlich dichte Beschaffenheit ihres Protoplasmas, das einen sehr feinwabigen Bau zu besitzen scheint und sich mit Hämatoxylin meistens viel intensiver färbt als das Protoplasma der Sporonten. Auch ist die äussere Gestalt der Meronten keineswegs immer kuglig wie diejenige der ihnen ähnlichen einkernigen Sporonten, sondern oft mehr oder minder unregelmässig (Fig. 6, 7, 23), wenn auch wohl ohne eigentliche Pseudopodienbildung. Eine amöboide Beweglichkeit habe ich niemals sicher beobachten können, doch ist es ja immerhin möglich, dass eine Beweglichkeit in geringem Maasse besteht. Darauf weist der Umstand hin, dass die Meronten ihre Gestalt bei der noch zu besprechenden Zweitheilung sehr bedeutend verändern können, indem sie sich stark in die Länge strecken. Ein deutlich gesondertes Ektoplasma ist an den lebenden, ungetheilten Formen nicht nachzuweisen, dass aber eine dünne, festere Pellicula-ähnliche Rindenschicht auch an den einkernigen Meronten vorhanden ist, erkennt man klar an solchen conservirten und gefärbten Exemplaren, bei denen der Protoplasma-körper geschrumpft ist und die dünne, äussere Pellicula sich abgehoben hat (cf. Fig. 39 u. 40). Inmitten des Protoplasmas oder auch excentrisch gelegen bemerkt man in allen Meronten einen kleinen, etwas stärker lichtbrechenden Kern. Derselbe ist an frischem Material nur schwer oder gar nicht zu sehen (cf. Fig. 5—8), tritt dagegen bei gelungener Hämatoxylinfärbung sehr deutlich hervor. Er besitzt eine grosse Aehnlichkeit mit dem Kern der endoglobulären Formen von

1) Ich will nicht unterlassen, hier zu bemerken, dass ich auch an Originalpräparaten von L. PFEIFFER, die sich im Greifswalder Zoologischen Institut befinden, dieselben typischen Merontenformen gesehen habe wie an dem Eldenaer Material.

*Plasmodium malariae* (cf. z. B. ZIEMANN, 1898); er erscheint nämlich als winziger, unregelmässig contourirter, wohl hauptsächlich aus Chromatin bestehender Körper, der von einem meist deutlichen hellen Hof umgeben ist (Fig. 23, 42, 43). Dieser helle Hof dürfte ein Bestandtheil des Kerns selbst sein und vielleicht die fehlende Kernmembran ersetzen, denn man bemerkt häufig, dass er auch bei der Kerntheilung die Contouren des lang gestreckten Kerns umgiebt (Fig. 25). Nicht immer zeigen übrigens die Meronten das eben geschilderte, typische Aussehen. Abgesehen davon, dass es nicht in jedem Fall gelingt, den circumnucleären hellen Hof zur Anschauung zu bringen, findet man zuweilen Parasitenformen, von denen sich nicht mit unbedingter Sicherheit sagen lässt, ob sie zu den Meronten oder zu den Sporonten zu rechnen sind, und die man am richtigsten wohl als heranwachsende Sporonten auffassen wird (cf. z. B. Fig. 22).

Viel charakteristischer als die bisher geschilderten rein morphologischen Eigenschaften ist für die Meronten die Art und Weise ihrer Fortpflanzung. Dieselbe ist im wesentlichen eine Zweitheilung. Durch Vergleich der zahlreichen auf der Tafel abgebildeten Stadien ist es leicht, eine Vorstellung von den dabei stattfindenden Vorgängen zu gewinnen. Der Kern mitsammt der circumnucleären Zone streckt sich zunächst in die Länge, schnürt sich hantelförmig ein, und die verdickten Enden, welche noch eine Zeit lang durch einen fadenförmigen Strang mit einander verbunden bleiben, werden zu den Tochterkernen: es findet also eine typische directe Kerntheilung statt (cf. Fig. 24—27). Häufig — wenn auch keineswegs immer — bemerkt man, dass der hantelförmige, in Theilung begriffene Kern nicht gerade gestreckt bleibt, sondern sich einkrümmt (Fig. 21), eine Eigenthümlichkeit, die bekanntlich auch die Kerne anderer Mikrosporidien zeigen (cf. z. B. DOFLEIN, 1898, fig. 138a u. b über *Glugea lophii* DOFL.) und welche neuerdings von SCHAUDINN (1900, p. 265, 266, fig. 89) auch bei der Sporogonie von *Coccidium schubergi* beobachtet wurde. Gleichzeitig mit dem Kern streckt sich das Protoplasma des Meronten in die Länge, schnürt sich in der Mitte ein (Fig. 9—11, 24—28), diese Einschnürung wird immer tiefer, und schliesslich hängen die beiden Theilstücke nur noch durch einen dünnen protoplasmatischen Faden zusammen (Fig. 29). Nicht immer sind die dabei entstehenden Theilstücke aber von gleicher Grösse. Es giebt vielmehr zahlreiche Fälle, in denen das eine Theilstück viel kleiner ist als das andere, so dass der ganze Vorgang dann als eine Knospung erscheint (Fig. 12, 30—33). In dem Stadium der Einschnürung scheinen die Meronten meist lange zu verharren, wenigstens

ist es mir trotz langer Beobachtung solcher weit vorgeschrittenen Theilungs- und Knospungsstadien niemals gelungen, das Durchreißen des Verbindungsfadens direct zu beobachten. Es hängt dies vielleicht damit zusammen, dass die Protoplasmabrücke, welche die beiden Tochterindividuen verbindet, zuletzt ausschliesslich von der festern ektoplasmatischen Rindenschicht gebildet wird. Man bemerkt nämlich, dass an weit vorgeschrittenen Theilungsstadien die dunkler färbbaren Endoplasmaantheile der Sprösslinge bereits vollkommen von einander getrennt sind und dass die Verbindungsbrücke lediglich aus hellerer, wohl als Ektoplasma zu deutender Substanz besteht (cf. Fig. 26—28). Noch ein zweiter Umstand spricht deutlich dafür, dass zwischen Kerntheilung und endgültiger Protoplasmatheilung eine längere Zeit verstreicht. Schon ehe die beiden Individuen sich vollkommen von einander getrennt haben, findet nämlich in jedem derselben weitere directe Kerntheilung statt (Fig. 13, 14, 28, 29, 33), ja es kommt sogar häufig schon hier wieder zu einer weitgehenden Einschnürung des Protoplasmas, und wir erhalten so rosenkranzförmige Ketten von 3, 4 und bei weiterer Theilung noch mehr Individuen, welche alle durch mehr oder minder dicke ektoplasmatische Brücken unter einander verbunden sind (Fig. 15, 16, 34—36). In einem Fall habe ich eine Kette von 8 in dieser Weise an einander gereihten Individuen beobachtet, bei welcher natürlich die von der ersten Einschnürung herrührende, in der Mitte der Kette liegende Verbindungsbrücke am dünnsten war, während die bei den letzten, tertiären Theilungen entstandenen Einschnürungen noch am wenigsten vorgeschritten waren (cf. Fig. 16). Nicht immer findet die weitere Theilung der Tochter- und Enkelindividuen indessen in derselben Richtung statt, sondern es tritt zuweilen — wenn auch seltner — der Fall ein, dass eine hantelförmige Kerntheilungsfigur sich in eine andere als die bisher innegehaltene Richtung einstellt (Fig. 33); es entstehen dann winklig geknickte (Fig. 38) oder auch verzweigte (Fig. 17 u. 37) Ketten, wie ich sie in einigen wenigen Fällen gefunden habe. Solche verzweigte Kettenformen erinnern stark an die von KEFERSTEIN (1862, p. 136, fig. 1) bei *Plistophora helminthophthora* KEF.) gesehenen verzweigten Plasmodien, welche KEFERSTEIN veranlassten, die betreffende Mikrosporidie als „Pilz“ zu bezeichnen. Die Merontenkette von *Th. mülleri* liegen keineswegs, wie man a priori annehmen könnte, in der Parasitenmasse parallel zu der Faserung der inficirten Muskeln, vielmehr sieht man sie an Schnitten die übrige Parasitenmasse in allen möglichen Richtungen durchziehen. Schon aus dem bisher Gesagten geht hervor, dass für die Theilungsfähigkeit

der Meronten ihre Grösse absolut gleichgültig ist: die kleinsten Formen theilen sich ebenso gut wie die grössten, und ich habe einmal einen nur  $2\ \mu$  messenden Meronten gefunden, dessen Kern und Protoplasma bereits deutlich in zwei Hälften zerfallen war (Fig. 19). Auffallend ist, dass bei diesen kleinsten Formen zunächst keine hantelförmige Einschnürung des Protoplasmas erfolgt. Sowohl an den freien Formen (Fig. 9 u. 19) als auch an den noch mit grössern Theilstücken zusammenhängenden (Fig. 13, 14, 33, 38) findet man das Protoplasma bereits durch eine Querscheidewand in zwei Hälften getheilt, ohne dass dabei eine hantelförmige Einschnürung zu bemerken wäre. Bei grössern Meronten sind ähnliche Abweichungen von dem gewöhnlichen Protoplasma-Theilungsmodus viel seltener (cf. z. B. Fig. 38). Diese an sich ja nicht wesentliche Modification des Theilungsvorgangs mag durch äussere, rein mechanische Umstände bedingt sein. Augenscheinlich sind ja die verschiedenen Formen, unter denen uns der Theilungsvorgang bei den Meronten entgegentritt, nur die Resultate der verschiedenen äussern Bedingungen, unter denen sich die betreffenden Meronten grade in der umgebenden Parasitenmasse befunden haben. Je nachdem einem sich theilenden Meronten ein gradliniger, geknickter oder verzweigter Raum zur Ausbreitung geboten ist, entstehen gradlinige, geknickte oder verzweigte Individuenketten; je nachdem auf zwei Seiten des sich theilenden Individuums gleich viel oder verschieden viel Platz zur Ausdehnung vorhanden ist, entstehen gleich grosse oder verschieden grosse Tochterindividuen. Daraus folgt, dass alle verhältnissmässig kleinen Theilstücke sich von vorn herein unter ungünstigen Platzverhältnissen befinden müssen, und man kann sich vorstellen, dass dadurch bei ihnen eine Längsstreckung und hantelförmige Einschnürung des Protoplasmas unmöglich gemacht wird. Sehr schön erklärt sich auf diese Weise auch der in Fig. 38 abgebildete Fall, wo sogar ein relativ grosses Theilstück ohne starke Einschnürung des Protoplasmas getheilt erscheint: denn für dieses grosse, in der Zeichnung rechts gelegene Theilstück war augenscheinlich nach rechts hin kein genügender Platz zu weiterer Ausdehnung vorhanden, wie daraus hervorgeht, dass die kleine Knospe, welche es abgeschnürt hat, nicht nach rechts, sondern nach unten und links hervorgesprossen ist. Natürlich werden die äussern mechanischen Bedingungen, unter denen sich die Meronten befinden, nicht immer die gleichen bleiben. Wie ich schon oben bemerkt habe, ist mit einiger Sicherheit anzunehmen, dass durch die Muskelcontractionen des Wirths Verlagerungen innerhalb der Parasitenmasse stattfinden, und solche Verlagerungen

können natürlich für die einzelnen Meronten mit einem Schlage ganz andere Ausbreitungsbedingungen schaffen.

Ausser den bisher beschriebenen Merontenformen gelang es mir nun, in einem *Gammarus*, der längere Zeit in Gefangenschaft gehalten worden war, einzelne, ganz anormale Formen aufzufinden (Fig. 103—105). Dieselben waren vor allen Dingen durch eine besondere Grösse ausgezeichnet; so war z. B. das in Fig. 103 abgebildete, in Theilung begriffene Exemplar  $16 \mu$  lang, und das in Fig. 104 dargestellte mass gar  $20 \mu$  in der Länge. Der ganze Befund machte den Eindruck, als ob in diesem Wirth die Theilung der Meronten aus irgend einem Grund unterdrückt gewesen sei. Die wichtigste und interessanteste Eigenthümlichkeit dieser grossen Formen, deren Zugehörigkeit zu den Meronten wohl nicht geleugnet werden kann, bestand nun darin, dass sie im Gegensatz zu den normalen Meronten in ihrem Innern unreife und reife Dauersporen enthielten, ein Umstand, durch den der entwicklungsgeschichtliche Zusammenhang zwischen Merontenformen und Sporontenformen wohl ebenso sicher documentirt wird, als wenn es gelungen wäre, den Uebergang von Meronten in Sporonten direct zu beobachten. Die Anzahl der in einem anormalen Meronten befindlichen Sporen war oft sehr gross; es lagen häufig 12 und mehr derselben in einem Individuum, also viel mehr, als normaler Weise in einem Sporonten entstehen. Auch war das Alter der in einem Meronten befindlichen Sporen nicht immer das gleiche, vielmehr fanden sich neben unreifen, noch dünnschaligen Sporen oft einzelne, welche bereits die dicke, stark lichtbrechende Hülle besaßen, die für die reifen Sporen charakteristisch ist (Fig. 104). Ferner schien es in einigen Fällen, als ob das Protoplasma solcher anormalen Meronten, oder, wenn man will, anormalen Sporonten, bei der Sporenbildung nicht auf einmal vollständig aufgebraucht worden war, wie es normaler Weise im Sporonten geschieht. Es findet also im Gegensatz zu dem gewöhnlichen Verhalten bei diesen Formen eine continuirliche Sporenbildung während des vegetativen Lebens im Protoplasma des Mutterthiers statt, ebenso wie normaler Weise bei so vielen „phänocysten“ Myxosporidien, von denen sich die hier beschriebenen Mikrosporidien grade durch den Modus ihrer Sporenbildung so weit entfernen. Einige andere Eigenthümlichkeiten des Sporenbildungsprocesses bei diesen anormalen Formen wollen wir noch weiter unten, nach Besprechung der normalen Sporonten, erörtern.

Was die allgemeine Bedeutung der Meronten anbelangt, so dürfte wohl kein Zweifel darüber obwalten, dass sie diejenigen Formen sind,

welche die Autoinfection, die Vermehrung und Weiterverbreitung der Parasiten in demselben Wirth, bewirken. Dafür spricht unter anderm die Beobachtung, dass grade diese Formen zuerst zu Grunde gehen, wenn man gestorbene, inficirte Gammari mehrere Tage lang im Wasser liegen lässt, während die Sporonten und Sporen eine viel grössere Lebenszähigkeit besitzen. Auch die Thatsache, dass in jüngern Infectionsherden die Meronten relativ zahlreich sind, bestätigt diese Auffassung. Wenn bei starker Infection die Zahl der reifen Sporonten diejenige der Meronten bei weitem übertrifft, so kann das ja nicht auffällig erscheinen. Denn die reifen Sporonten, welche sich in den Muskeln des *Gammarus* nicht weiter entwickeln können<sup>1)</sup>, müssen sich bei längerer Infection natürlich bald in grossen Mengen anhäufen, während verhältnissmässig wenige Meronten genügen, um durch fortwährende Zweitheilung und Knospung die Zahl der Parasiten ständig zu vermehren. Ob die Meronten ausser der Vermehrung der in einem Muskelbündel angesiedelten Parasitencolonie auch noch die Neuinfection anderer Muskelbündel desselben Thiers vermitteln, vermag ich nicht sicher anzugeben, da es mir niemals gelungen ist, unzweifelhafte Meronten an andern Stellen als in den Muskeln, etwa im Blute des Wirthsthiers, nachzuweisen. Jeden Falls ist aber eine derartige Verbreitung der Parasiten durch das Blut Angesichts der gleichmässigen Vertheilung der Parasiten auf alle Muskeln sehr wahrscheinlich (cf. auch L. PPEIFFER, 1895b, p. 60).

### Die Sporonten.

Wie schon weiter oben bemerkt wurde, machen die Sporonten in ausgebreiteten Infectionsherden die grosse Hauptmasse der Parasiten aus. Das gilt indessen nur für die mit reifen Dauersporen erfüllten Entwicklungsstadien; die jüngern, noch in Theilung begriffenen Sporonten dagegen sind meistens nur wenig zahlreicher als die Meronten, mit denen zusammen sie die schon erwähnten, in die Masse der reifen Sporonten eingesprengten Bezirke einnehmen (Fig. 4  $p_1$ ). In jungen, noch wenig ausgebreiteten Infectionsherden sind natürlich auch die jüngern Sporontenstadien ebenso wie die Meronten in relativ grosser Menge vorhanden. Da die Sporonten jeden Falls aus den Meronten durch Wachstum der letztern hervorgehen, so ist es unmöglich, ein scharfes Unterscheidungsmerkmal zwischen ganz jungen Sporonten und Meronten anzugeben; man findet, wie schon erwähnt, in der That auch

1) Cf. das unten im Capitel „Infectionsversuche“ Gesagte.

häufiger rundliche Parasitenformen, über deren Zugehörigkeit zu den Meronten oder Sporonten sich nichts Sicheres aussagen lässt (cf. Fig. 22). Erst wenn die jungen Sporonten ihre definitive Grösse von ca. 6—8  $\mu$  erreicht haben, treten ihre spezifischen Eigenschaften mit grösserer Deutlichkeit hervor. Sie erscheinen dann stets als kuglige Körper mit hellem Protoplasma und einem kleinen, sehr undeutlichen Kern (Fig. 44). Es sind dies jeden Falls die „kleinen, blassen Kugeln von 8—10  $\mu$  Durchmesser“, welche auch L. PFEIFFER (1895b, p. 57) bereits gesehen hat, die er aber irrthümlicher Weise für junge Muskelzellen erklärte, weil ihm eine Differenzirungsfärbung an ihnen nicht gelungen war. Schon bei Durchmusterung frischer Ausstrichpräparate, noch besser an gut conservirten und gefärbten Dauerpräparaten lässt sich indessen der feinere Bau und — bei Combination der verschiedenen Formen — auch die Weiterentwicklung dieser Gebilde mit so vollkommener Sicherheit erkennen, dass ihre Zugehörigkeit zu den Dauersporen-bildenden Formen der Parasiten ganz ausser Frage gestellt wird. Als besondere Eigenthümlichkeit der jungen Sporontenstadien erscheint in gefärbten Dauerpräparaten neben ihrer kugligen Gestalt die schwache Färbbarkeit ihres Protoplasmas, welches eine viel geringere Dichtigkeit besitzt als dasjenige der Meronten. In vielen Fällen lässt sich an dem Protoplasma der in den ersten Entwicklungsstadien stehenden Sporonten eine verhältnissmässig grobwabige Structur erkennen (Fig. 53, 54, 61, 62, 63). Ein eigentliches Ektosark besitzen die jungen Sporonten ebenso wenig wie die Meronten, doch ist auch schon bei den einkernigen Sporonten eine etwas festere, Pellicula-ähnliche Aussenschicht vorhanden, die besonders an geschrumpften Exemplaren durch Faltenbildung an der Oberfläche des Protoplasmakörpers erkennbar wird. Der Kern der Sporonten gleicht in vieler Hinsicht demjenigen der Meronten: er ist verhältnissmässig klein, unregelmässig contourirt und besitzt anscheinend keine Kernmembran, nur fehlt ihm der circumnucleäre helle Hof (Fig. 53). In den meisten Fällen ist der Kern etwas eingekrümmt, hufeisenförmig (Fig. 54); es ist das jeden Falls diejenige Form, welche er kurz vor der ersten Theilung annimmt. Diese erste Theilung ist, wie alle nachfolgenden, eine typische directe Kerntheilung, verläuft also wesentlich anders als bei andern *Thélohania*-Arten, wo HENNEGUY u. THÉLOHAN (1892a, 1892b, p. 344) bei der Sporenbildung eine typische Karyokinese gesehen haben, und erinnert vielmehr an den von DOFLEIN (1898, p. 332) und MRÁZEK (1900, p. 4, 5, fig. 8) bei *Glugea lophii* DOFL. beschriebenen Kerntheilungsmodus. Der Kern des Sporonten streckt sich nämlich ebenso wie derjenige des Meronten

in die Länge, wobei er eine hantelförmige Gestalt annimmt (Fig. 56), die verdickten Enden der Hantel rücken immer weiter aus einander, bis sie beinahe die Peripherie der Zelle erreichen (Fig. 59), der dünne Verbindungsfaden reisst schliesslich durch, und die neu entstandenen Tochterkerne runden sich ab. Sehr häufig bemerkt man, dass der dünne Verbindungsstrang der Kerntheilungsfigur nicht gradlinig, sondern etwas gebogen oder winklig geknickt ist (Fig. 55, 57, 58), und zuweilen scheint es, als ob an der Stelle, wo ursprünglich der alte Kern gelegen hatte, eine geringfügige Masse von Kernsubstanz liegen bliebe, die hier eine schwache Verdickung des Verbindungsstrangs bewirkt (Fig. 58); Sicheres lässt sich aber in dieser Beziehung bei der Kleinheit des Objects nicht aussagen. Wenn die Tochterkerne vollständig von einander gesondert sind, erfolgt die Theilung des Protoplasmas: durch eine Querscheidewand, welche scheinbar von der äussern Pellicula gebildet wird, zerfällt das Protoplasma des Sporonten in zwei halbkuglige Theilhälften (Fig. 61, 62). Diese Theilhälften behalten im wesentlichen die Gestalt von Halbkugeln bei; nur an ihren scharfen Kanten findet eine geringfügige Abrundung statt. Die Substanz, welche die dadurch entstehenden Lücken ausfüllt, ist etwas stärker färbbar als das Protoplasma der Zellen und augenscheinlich mit derjenigen Substanz verwandt, welche die Querscheidewand gebildet hat (Fig. 61, 62). Die gleichzeitig in beiden Halbkugeln stattfindende nächste Theilung geht genau in derselben Weise vor sich wie die erste, nur ist dabei eine eigenthümliche Verlagerung der entstehenden Theilproducte zu beobachten. Die beiden hantelförmigen Kerntheilungsfiguren, welche in beiden Zellen zugleich entstehen, stellen sich nämlich nicht, wie man zunächst erwarten könnte, parallel zu der ersten Scheidewand ein, sondern etwas schief gegen dieselbe geneigt, so dass sie mit ihr einen Winkel von ungefähr  $45^{\circ}$  bilden und gegen einander um ca.  $90^{\circ}$  convergiren (Fig. 63). Während dies geschieht und die schief gestellten Kerntheilungshanteln sich in die Länge strecken, findet auch eine Formveränderung und gegenseitige Verschiebung der beiden Protoplasmakörper statt. Dieselben werden ungefähr wurstförmig und stellen sich dabei so ein, dass die in ihnen gelegenen hantelförmigen Kerntheilungsfiguren in ihre Längsaxen fallen, d. h. sie drehen sich gegen einander allmählich so weit, bis ihre Längsaxen ebenfalls um  $90^{\circ}$  differiren, indem sich dabei der eine Protoplasmakörper quer vor den andern legt (cf. die in Fig. 46 u. 64 abgebildeten Stadien, in denen die Drehung der Kernhanteln und Protoplasmakörper ungefähr zur Hälfte vollendet ist). Gleichzeitig zerfallen

sie nach vollendeter Kerntheilung durch je eine Quersfurche in zwei gleich grosse Theilstücke, so dass nun im Ganzen 4 isolirte Zellen in dem Sporonten vorhanden sind (Fig. 47, 65, 66). Diese vier Zellen sind in Folge des eben geschilderten Verschiebungsprocesses innerhalb der kugligen Hülle der ursprünglichen Mutterzelle, die unverändert erhalten bleibt, so angeordnet, dass ihre Mittelpunkte den Spitzen eines Tetraeders entsprechen (man vergleiche die beiden verschiedenen, in Fig. 65 und 66 dargestellten Ansichten solcher 4zelliger Sporonten). Gleich nach der Theilung rundet sich jedes der Theilstücke — wahrscheinlich in Folge der erhöhten Oberflächenspannung — kuglig ab, und die dabei entstehenden Lücken werden wieder von stärker färbbarer Zwischensubstanz ausgefüllt (Fig. 47, 65, 66). Wenn wir uns die Möglichkeit der geschilderten Verlagerungen innerhalb des Sporonten verständlich machen wollen, so müssen wir annehmen, dass diese Zwischensubstanz eine zähflüssige, vielleicht klebrige Consistenz besitzt, und wenn wir gleichzeitig verstehen wollen, dass trotz aller Verlagerungen im Innern doch die kuglige Gesamtgestalt der Mutterzelle im wesentlichen erhalten bleibt, so werden wir nicht umhin können, der äussersten Schicht jener Zwischensubstanz eine etwas grössere Festigkeit, etwa eine hautartige Beschaffenheit zuzuschreiben. Darauf deutet auch der Umstand hin, dass diese äusserste Schicht an schlecht conservirten und geschrumpften Sporonten eine deutliche Faltung zeigt. Normaler Weise pflegt sich nun jede Zelle des Sporonten noch einmal zu theilen, so dass schliesslich 8 Theilproducte vorhanden sind. Auch diese letzte Theilung findet genau in derselben Weise wie die vorhergehenden unter directer Kerntheilung statt (Fig. 67). Die Theilproducte runden sich wiederum kuglig ab und liegen schliesslich isolirt in der stärker färbbaren Grundsubstanz, ohne dass aber jetzt noch eine streng gesetzmässige Anordnung an ihnen zu erkennen wäre (Fig. 48, 49, 68—70). Nunmehr beginnt die eigentliche Sporenbildung. Jedes einzelne Theilstück streckt sich zunächst etwas in die Länge, wird schliesslich birnförmig und umgiebt sich mit einer eigenen Hülle. Zuerst sind diese Sporenhüllen noch dünn (Fig. 50), mit zunehmender Reifung der Sporen werden sie aber beträchtlich dicker und dabei so stark lichtbrechend, dass an reifen Sporenbällen im frischen Zustand von der zarten, den Sporenbällen aussen umgebenden Hülle nichts zu sehen ist (Fig. 51, 52). Ebenso ist auch die Zwischensubstanz, in welcher die einzelnen Sporen des Sporenbällens eingebettet liegen, an lebendem Material nicht zu erkennen, doch documentirt sich das Vorhandensein dieser Zwischensubstanz immerhin dadurch, dass bei künst-

licher Zerspaltung des Sporenballs häufig einzelne Sporen an einander kleben bleiben<sup>1</sup>). In den einzelnen reifen Sporen, welche normaler Weise 4–5  $\mu$  lang und 2  $\mu$  dick sind, bemerkt man an lebendem Material, besonders deutlich bei Zusatz von 1proc. Osmiumsäure, Salpetersäure oder Iodtinctur, am dickern Ende eine grosse Vacuole und am dünnern Ende ein kleineres, helles Bläschen (Fig. 89, 90). In dem mit Iod und Farbstoffen im allgemeinen unfärbbaren Inhalt der grössern Vacuole lassen sich nach Behandlung mit Iodtinctur oder Osmiumsäure, zuweilen auch nach Sublimatconservirung und Färbung mit Hämatoxylin oder Eosin, kleine bröcklige Körperchen unterscheiden (Fig. 87, 88), welche man zunächst für Kerne halten könnte, die aber jeden Falls nichts anderes als künstliche Niederschlagsproducte sind, welche durch die Einwirkung der Reagentien aus der Vacuolenflüssigkeit ausgefällt wurden. Von den feinem Veränderungen, welche die Sporen während ihrer Reifung erleiden, ist wegen der stark lichtbrechenden Sporenhülle an frischen Präparaten nichts zu erkennen, und wir sind für das Studium derselben auf die Combination gefärbter und in Canadabalsam eingeschlossener Dauerpräparate angewiesen. Der Canadabalsam macht in Folge seines eigenen grossen Lichtbrechungsvermögens die Sporenhülle unsichtbar und die Sporen erscheinen daher in Canadabalsampräparaten immer viel kleiner (nur ca. 3  $\mu$  lang) als im frischen Zustande (man vergleiche z. B. Fig. 85 und Fig. 89). In schlecht entwässerten, frischen Canadabalsampräparaten ist häufig die am dicken Ende der Spore gelegene Vacuole sehr deutlich zu sehen. Während nämlich der übrige Sporenhalt schnell entwässert und aufgehellt wird, leistet die Vacuole dem Eindringen der betreffenden Reagentien etwas grössern Widerstand und erscheint daher zuweilen an zu schnell angefertigten Dauerpräparaten in Folge totaler Reflexion als scharf abgesetzte, tief schwarze, an einer Seite meist etwas eingedrückte Blase. An gefärbten Dauerpräparaten erkennt man auch deutlich die Zwischensubstanz, welche die reifen Sporen umhüllt (Fig. 72). Dieselbe tritt als selbständiges Gebilde besonders dann recht klar hervor, wenn die Sporen eines Sporenballs durch Druck herausgefallen sind (Fig. 73). Die innern Veränderungen, welche sich in der reifenden Spore vollziehen, beginnen damit, dass sich der ursprünglich central gelegene Kern an das eine Ende des etwas in die Länge gestreckten Protoplasmakörpers begiebt (Fig. 71),

1) Eine ähnliche, klebrige Zwischensubstanz soll übrigens nach BALBIANI (1866, p. 602) auch zwischen den Sporen von *Nosema bombycis* NÄGELI vorhanden sein.

und zwar ist dies immer das spätere dicke Ende der Spore. Während die Spore nun allmählich durch Verjüngung am andern Ende die beschriebene birnförmige Gestalt erreicht, treten an einer Stelle oder auch an mehreren zugleich kleine Vacuolen in ihrem Protoplasma auf, die schliesslich jeden Falls an dem dicken Ende der Spore zusammenfliessen und hier die schon erwähnte grosse Vacuole bilden (Fig. 74—85). Gleichzeitig oder vielleicht schon vorher erscheint eine ähnliche, doch kleinere Vacuole an dem dünnern Ende der Spore (cf. Fig. 74—85): es ist dies, wie wir sehen werden, die Polkapsel, über deren Entstehung sich aber bei der Kleinheit des Objects und bei der Unmöglichkeit directer Beobachtung nichts Sicheres ermitteln lässt. Vielleicht entsteht sie in ähnlicher Weise wie die hintere Vacuole aus den Vacuolen des Protoplasmas; doch ist natürlich auch eine Entstehung durch Einstülpung von aussen her nicht ausgeschlossen. Während der Vacuolenbildung ist der Kern der Spore ungefähr in die Mitte derselben gerückt (Fig. 78—82) und durch eine typische directe Kerntheilung (Fig. 83) in zwei kleine Kerne zerfallen (Fig. 84). Die beiden winzigen Tochterkerne rücken dann an diejenige Stelle, wo nach Vollendung der Vacuolen- und Polkapselbildung die grösste Protoplasma-Ansammlung innerhalb der Spore vorhanden ist, d. h. zwischen die Vacuole und die Polkapsel (Fig. 85). Da das Protoplasma der reifen Spore durch die Vacuole und die Polkapsel auf einen sehr kleinen Raum zusammengedrängt, gewissermassen condensirt wird, so färbt es sich meistens sehr stark, und es gelingt daher nur an sehr gut differenzirten Hämatoxylinpräparaten oder bei Anwendung der ROMANOWSKY-ZIEMANN'schen Färbung, die beiden winzigen Kerne der reifen Spore überhaupt zu erkennen. Man wird diese Zweikernigkeit, durch welche sich die Sporen der *Th. mülleri* sehr wesentlich von den nach SCHEWIAKOFF (1894, p. 22) einkernigen Sporen der sog. *Plistophora schmeili* (L. PFR.) unterscheiden, wohl so zu deuten haben, dass in jeder Spore zwei einkernige Zellen, nämlich der eigentliche, hier einkernige Mikrosporidienkeim und eine Polkapsel vorhanden sind, welche letztere in Uebereinstimmung mit den Polkapseln anderer Myxosporidien als gesonderte Zelle aufzufassen wäre. Allerdings ist es bei der Kleinheit des Objects nicht möglich, eine Zweitheiligkeit des Protoplasmas innerhalb der Spore festzustellen, doch dürfte im Hinblick auf analoge Verhältnisse bei andern Myxosporidien an einer solchen Zweitheiligkeit nicht zu zweifeln sein. Dass die kleine Vacuole am spitzen Ende der Spore in der That eine Polkapsel ist, lässt sich nur dadurch beweisen, dass bei Behandlung der Spore mit gewissen

Reagentien an demselben dünnern Ende ein vorher nicht sichtbar gewesener Polfaden aus der Spore hervortritt. Dieser Nachweis des Polfadens ist bei *Th. mülleri* ebenso wie bei andern *Thélohania*-Arten (cf. HENNEGUY u. THÉLOHAN 1892a u. b) mit grossen Schwierigkeiten verknüpft. Nachdem ich die verschiedensten Reagentien, u. a. auch Aether und Salpetersäure, mit denen L. PFEIFFER (1895b, p. 60, 72) bei *Th. mülleri* den Austritt des Polfadens erreichte, vergeblich versucht hatte, gelang es mir schliesslich, durch Iodtinctur wenigstens an einigen wenigen Sporen die Polfaden-Ausschleuderung zu erreichen<sup>1)</sup>. Zu diesem Behufe wurden die frischen Sporen zunächst isolirt, indem auf die mit wenig Flüssigkeit unter ein Deckglas gebrachten Sporenballen ein ziemlich starker Druck ausgeübt wurde. Darauf wurde das Deckglas wieder abgehoben und eine Spur Iodtinctur — etwa so viel, wie an einer Nadelspitze hängen blieb — zum Präparat hinzugefügt und sorgfältig, aber schnell mit der die Sporen enthaltenden Flüssigkeit vermischt. Sodann wurde das Deckglas wieder aufgelegt und nun das Präparat untersucht. Man vermeidet durch diese Methode einmal die starken Diffusionsströmungen, welche bei seitlichem Zusatz der Iodtinctur unter das Deckglas im Präparat entstehen und die Beobachtung sehr erschweren, und ferner wird eine Zusammenballung der einzelnen Sporen zu grössern Massen verhindert, welche eine einwandfreie Darstellung der Polfäden ganz unmöglich machen. Bei richtiger Anwendung der geschilderten Methode findet man in jedem Präparat einzelne, wenn auch niemals zahlreiche Sporen, deren durch Iod deutlich braun gefärbter Polfaden ganz oder theilweise ausgeschnellt ist (Fig. 86—88). Da immer nur bei sehr wenigen Sporen der Polfaden hervortritt, so ist es mir niemals gelungen, den Vorgang des Ausschnellens selbst zu verfolgen; man kann sich aber nach den Bildern, welche die halb und ganz ausgeschnellten Polfäden bieten, eine genügend deutliche Vorstellung davon machen. Bei zahlreichen Sporen bemerkt man als erstes Anzeichen der Ausschnellung nur eine kleine, dünne, stiftförmige Hervorragung am spitzen Ende der Spore (Fig. 86). Dieser Stift stellt jeden Falls den etwas verdickten, basalen Theil des Polfadens dar, denn er findet sich als deutlich abgesetztes basales Stück auch an den theilweise oder ganz ausgeschnellten Polfäden (Fig. 87 u. 88). Es scheint, als ob die Ausschnellung des Polfadens in der That eine richtige Umstülpung des ursprünglich im Innern der Polkapsel auf-

---

1) Von LÉGER (1897, p. 261) wird für denselben Zweck Iodwasser empfohlen.

gerollten Polfadens sei, der natürlich in diesem Falle einen innern Hohlraum besitzen müsste. Man findet nämlich an solchen Polfäden, welche nur theilweise hervorgetreten sind, hier und da Nodositäten, die nach dem freien Ende des Polfadens zu an Grösse abnehmen und den Eindruck machen, als ob an diesen Stellen ein unvollkommener Ausstülpungsprocess stattgefunden hätte (Fig. 87). Der vollständig ausgestülpte, meist schwach schraubenspiralig gewundene Polfaden ist ganz glatt und mit Ausnahme der schon erwähnten basalen Verdickung scheinbar überall von gleicher Stärke (Fig. 88); er ist 22—24  $\mu$  lang, also noch etwas länger, als L. PFEIFFER (1895b, p. 60, 72) angegeben hatte (15  $\mu$ ). Es sei noch erwähnt, dass man an den mit Iodtinctur behandelten Sporen häufig — aber keineswegs immer — in der Polkapsel einen in der Längsaxe der Spore verlaufenden Strich bemerkt (cf. Fig. 88). Ob dieser Strich, der an Sporen mit und ohne ausgeschnelltem Polfaden zu sehen ist, zu dem Polfaden in irgend welcher Beziehung steht, habe ich leider nicht ermitteln können. An demselben Ende der Spore, wo der Polfaden hervorkommt, scheint auch der Austritt des Mikrosporidienkeims stattzufinden. Wenigstens habe ich gesehen, dass in Iodtincturpräparaten zuweilen an den spitzen Enden der Sporen der Sporenhalt in Gestalt kleiner Protoplasma-klümpchen hervorgetreten war<sup>1</sup>). Von einer Zweiklappigkeit der Sporenhülle habe ich jeden Falls niemals etwas bemerken können. Zwar sieht man hier und da an Sporen, welche mit Reagentien, z. B. Bromwasser, behandelt worden sind, schwache Längslinien, doch sind dieselben unschwer als Schrumpfungs- und Faltungsproducte zu erkennen.

Wie bei den Meronten kommen auch in der Entwicklung der Sporonten mannigfache Missbildungen vor. Einmal kann die Zahl der in einem Sporonten entstehenden Sporen die Normalzahl 8 nicht erreichen oder sie übersteigen. So habe ich Fälle beobachtet, wo statt 8 nur 4 doppelt so grosse oder auch nur 2 vierfach so grosse Sporen (Fig. 93, 94) in einem Sporonten entstanden waren, in andern Fällen konnte die Sporenzahl auch ungrade sein: es befanden sich z. B. 3 Sporen oder gar nur eine einzige in dem Sporonten. Dieser letztere Fall, wo in Folge unterbliebener Theilung nur eine einzige, ca. 6  $\mu$  grosse Spore aus einem Sporonten hervorgegangen war (Fig. 95—99), kam besonders häufig unter den Parasiten desselben *Gammarus* vor,

1) Man vergleiche die ähnlichen Angaben BALBIANI's (1884, p. 159, tab. 5, fig. 2) und PFEIFFER's (1888, p. 475, 477, 478, fig. 4) über den Austritt des Sporenhalts aus den Sporen von *Nosema bombycis* NÄGELI.

der auch die schon beschriebenen sporenbildenden Riesenmeronten enthielt, und die grossen Sporen zeigten hier gewöhnlich noch mannigfache Sonderanormalitäten, wie Unregelmässigkeiten in der äussern Form, kleine Auswüchse (Fig. 98), ja zuweilen eine tiefe Einschnürung in der Mitte, welche auf begonnene, aber nicht vollendete Theilung schliessen liess (Fig. 99). Normaler Weise scheint eine wirkliche Theilung der Sporen, wie sie für die Sporen anderer Mikrosporidien zuweilen behauptet worden ist<sup>1)</sup>, bei *Th. mülleri* niemals stattzufinden; wenigstens habe ich in der grossen Mehrzahl der von mir untersuchten Fälle, wo normale Parasiten vorhanden waren, niemals etwas ähnliches gesehen. Zwar kommen auch hier gelegentlich Missbildungen an den die normale Grösse besitzenden Sporen vor, z. B. solche Verwachsungsformen zweier Sporen, wie sie in Fig. 91 und 92 dargestellt sind; doch sind derartige Vorkommnisse immerhin relativ selten und wie die analogen Sporenformen von *Nosema bombycis* NAEGELI, *Th. octospora* HENNEG. und andern Mikrosporidien wohl einfach durch unvollkommene Theilung beim Sporenbildungsprocess zu erklären (cf. BALBIANI 1867a, p. 273, fig. 1c; 1867b, p. 1047; 1883, p. 407; 1884, p. 163, tab. 5, fig. 1c; HENNEGUY u. THÉLOHAN, 1892a. u. a.). In den anormaler Weise sporulirenden Meronten des einen *Gammarus* war, wie schon erwähnt und wie ja auch a priori zu erwarten ist, die Zahl der Sporen oft viel grösser als 8; ich habe in einzelnen solcher Meronten-Sporonten 12 und mehr Sporen gesehen, die übrigens gewöhnlich auf sehr verschiedener Entwicklungsstufe standen und auch in der Grösse oft recht beträchtlich variirten (cf. Fig. 104, 106, 107). Aus einem derartigen Meronten ist jedenfalls die demselben Wirth entstammende, in Fig. 100 abgebildete Riesenspore hervorgegangen, welche nicht weniger als 12  $\mu$  in der Länge mass! In einigen dieser auf anormale Weise entstandenen Sporen war auffallender Weise der Inhalt in zahlreiche, stark lichtbrechende Körnchen zerfallen (cf. Fig. 101, 107); es scheint, als ob hier nach Ausbildung der Hülle noch eine anormale Weitertheilung des Inhaltes stattgefunden hat. Die in Fig. 102 abgebildete Form, welche aus einem *Gammarus* stammt, der sonst normale Parasiten besass, wird am richtigsten wohl ebenfalls als anormales Sporulationsstadium aufzufassen sein. Uebrigens giebt es einzelne Gammari, deren sonst

1) So z. B. von mehreren ältern Autoren (u. a. LEBERT 1856—1857, p. 16, fig. 21c und 24; NAEGELI, 1857, p. 760; PASTEUR, 1867, p. 835) für die Sporen von *Nosema bombycis* NAEGELI und von SCHEWIAKOFF (1894, p. 22, fig. 33a—l) für diejenigen von *Plistophora schmeili* (L. PFR.).

normale Sporonten durchschnittlich mehr als 8 Sporen hervorbringen; so habe ich einen Fall beobachtet, wo die 10sporigen Formen zahlreicher waren als die 8sporigen. Alle diese Vorkommnisse sind indessen wohl als Ausnahmen zu betrachten, denn wie gesagt, an dem mir vorliegenden Material besaßen die weitaus meisten Parasiten immer 8sporige Sporonten. Wenn L. PFEIFFER (1895b, p. 55, 72) die Anzahl der Sporen als schwankend (zwischen 8 und 32) angiebt, so ist dies vielleicht so zu erklären, dass die Parasiten sich an andern Fundorten anders verhalten. So lange aber noch nicht der sichere Nachweis erbracht ist, dass bei dieser Angabe Ausnahmefälle nicht mit in Anrechnung gebracht worden sind, wird man gut thun, unsere Parasiten zu der Gattung *Thélohania* zu stellen.

Es dürfte wohl schon an sich kaum einem Zweifel unterliegen, dass die hartschaligen Sporen zur Weiterverbreitung der Parasiten, also zur Neuinfection anderer Wirthe, dienen. Darauf deutet auch ihre grosse Widerstandsfähigkeit gegen schädigende äussere Einflüsse hin. So habe ich beobachtet, dass Sporen aus solchen Gammari, welche 3 Monate lang todt im Wasser gelegen hatten und natürlich längst in Fäulniss übergegangen waren, noch unverändert und lebensfrisch erschienen<sup>1)</sup>, während die Meronten schon in viel kürzerer Zeit zu Grunde gingen. Wenigstens liessen sich bei der Färbung in solchen Sporen noch ganz deutlich die beiden Kerne sowie die beiden Vacuolen erkennen, was nicht der Fall war, wenn die Sporen 8 Tage lang eingetrocknet gelegen hatten. Besonders auffallend ist, dass man in faulenden Gammari, welche ca. 6 Wochen todt im Wasser gelegen haben, neben den reifen Sporenballen auch vereinzelte Sporonten antrifft, deren Sporen noch nicht vollkommen ausgebildet sind — ein Umstand, welcher recht deutlich die Langsamkeit des Sporulationsprocesses illustriert.

### Infectionsversuche.

Die zahlreichen Versuche, welche ich gemacht habe, um festzustellen, wie sich die gesunden Gammari mit den Parasiten inficiren, haben zwar keine lückenlosen Resultate ergeben, aber immerhin einige Thatsachen zu Tage gefördert, welche werth sind, hier mitgetheilt zu werden.

1) Eine ähnliche Widerstandsfähigkeit gegen Fäulnissprocesse weisen bekanntlich nach den Beobachtungen LEBERT's (1856—1857, p. 169) und BÉCHAMP's (1866, p. 392; 1867, p. 873) auch die Dauersporen von *Nosema bombycis* NAEGELI auf.

Da eine Infection durch die Eier nach meinen Erfahrungen bei *Th. mülleri* ausgeschlossen ist (s. o. p. 241), so lag von vorn herein die Annahme nahe, dass dieselbe durch den Darmcanal erfolge. Wie schon bemerkt, konnte bei den weiter oben beschriebenen, in dieser Richtung angestellten Infectionsversuchen zunächst beobachtet werden, dass die gesunden Gammari begierig die Reste ihrer getödteten, inficirten Genossen auffrassen. Man fand denn auch nach 24 Stunden im Darm dieser künstlich inficirten Thiere eine grosse Menge von Sporen der *Th. mülleri*, und zwar waren diese Sporen grössten Theils isolirt, was jedenfalls darauf zurückzuführen ist, dass die Sporontenhülle und Zwischensubstanz von den Darmsäften aufgelöst werden. Auffallender Weise liess sich aber im übrigen keine weitere Veränderung an den frischen Sporen feststellen. Dasselbe negative Ergebniss hatten auch alle Untersuchungen, welche in den nächsten 14 Tagen an andern zu gleicher Zeit inficirten Gammari ausgeführt wurden: immer fanden sich zahlreiche, aber scheinbar ganz unveränderte Sporen im Darmcanal. Ungefähr vom dritten auf die Infection folgenden Tage ab erschienen jedoch im Darmcanal neben diesen scheinbar unveränderten Sporen vereinzelt, leere Sporenhüllen. Dieselben waren deutlich doppelt conturirt (cf. Fig. 109) und machten den Eindruck, als ob am Ende ein kleines Stück der Schale wie ein Deckel abgehoben sei; doch lassen sich bei der Kleinheit der Objecte in letzterer Hinsicht keine sichern Angaben machen. Augenscheinlich waren dies leere Sporenhüllen, deren Inhalt bereits spontan ausgetreten war — und zwar vermuthlich am spitzen Ende der Spore<sup>1)</sup>. Da dieser Befund entschieden darauf hindeutete, dass wenigstens an einigen Sporen im Darmcanal des neuen Wirthes Veränderungen vor sich gegangen waren, so galt es zunächst, die Frage zu lösen, warum selbst nach 14tägiger Infection die grosse Mehrzahl der verschluckten Sporen anscheinend noch gar keine Veränderungen zeigte. Zu diesem Behufe wurden die künstlich inficirten Thiere nach 24 Stunden, wo man sicher sein konnte, dass alle Sporen aufgenommen hatten, in andere Gefässe mit ganz frischem Wasser gesetzt, so dass die Möglichkeit einer weitem Neuinfection vollkommen ausgeschlossen war. Wenn ich dann nach 24 Stunden den Bodensatz untersuchte, der sich in den letzten 24 Stunden aus den Excrementen der Gammari in den Gefässen gebildet hatte, so fanden sich darin zahlreiche, scheinbar ganz unveränderte Sporen

---

1) Man vergleiche auch das oben im Capitel „Sporonten“ über das Austreten des Sporeninhalts Gesagte.

der *Th. mülleri*. Damit war der Beweis erbracht, dass ein Theil der verschluckten Sporen, und zwar augenscheinlich der bei weitem überwiegende, den Darmcanal des *Gammarus* passirt, ohne dass es dabei zu einem Ausschlüpfen des Sporenhalts kommt. Jeden Falls werden dann diese defäcirten Sporen von den Gammari mit ihrem eignen Koth immer wieder von neuem aufgenommen, denn wenn man Thiere, welche 24 Stunden nach Beginn des Infectionsversuchs in reines Wasser gesetzt worden waren, an den folgenden Tagen untersucht, so ergibt sich dasselbe Resultat wie in den Fällen, wo das Wasser gar nicht erneuert worden war: bis zum 10. Tage nach dem Wasserwechsel — so lange habe ich diese Untersuchungen fortgesetzt — finden sich stets scheinbar unveränderte Sporen im Darm. Um auch diese Neuinfection mit dem Koth einigermaßen einzuschränken, wechselte ich nun das Wasser der Infectionsgefäße mindestens täglich und konnte so wenigstens annähernd die Zeitdauer bestimmen, welche in jedem einzelnen Falle zwischen der Infection und der Untersuchung verflossen war. Es ergab sich, dass ungefähr nach 3tägiger Infection die ersten leeren Sporenhüllen im Darmcanal erscheinen, dass also das Ausschlüpfen des Sporenhalts frühestens am Ende des 2. Tages stattfindet. Diese Versuche gelangen übrigens nur in einigen wenigen Fällen, da die Gammari in Folge der mit dem Wasserwechsel verbundenen Entziehung aller faulenden Substanzen gewöhnlich schon am 2. oder 3. Tage an Nahrungsmangel zu Grunde gingen; wenigstens war der Darm der nach dieser Zeit untersuchten lebenden oder gestorbenen Thiere sehr häufig vollkommen leer. Die Untersuchung gefärbter Ausstrichpräparate des Darmcanalinhalts der künstlich inficirten Thiere gewährte einen überraschenden Aufschluss über Veränderungen, welche sich innerhalb der Sporen kurz vor dem Ausschlüpfen des Sporenhalts abspielen und von denen an frischen, ungefärbten Sporen, wie gesagt, nichts zu sehen ist. 24 Stunden nach Beginn des Infectionsversuchs sind auch an den gefärbten Sporen noch keine Veränderungen zu bemerken, dieselben kommen vielmehr erst dann zur Beobachtung, wenn die Sporen mindestens 48 Stunden im Darmcanal verweilt haben. Es hat sich dann nämlich in vielen Sporen jeder der beiden Sporenkerne einmal getheilt, wobei sich die beiden Theilungshanteln ungefähr parallel zur Längsaxe der Spore einstellen. Der eine Theilkern verbleibt ungefähr an der Stelle, wo der Mutterkern gelegen hatte, also in der Mitte der Spore, der andere dagegen kommt ganz nahe an das spitze Ende derselben zu liegen (Fig. 108). Es sei noch bemerkt, dass diese Zweitheilung der beiden Sporenkerne

ausschliesslich in solchen Sporen beobachtet wurde, welche ca. 48 Stunden oder länger im Darm eines *Gammarus* verweilt hatten, denn z. B. Sporen, welche 3 Monate lang in faulendem Wasser gelegen hatten, waren, wie an anderer Stelle erwähnt, immer nur 2kernig. Man wird daraus schliessen dürfen, dass die Sporen erst dann, wenn sie in den Darm eines neuen Wirths gelangen — vielleicht unter dem Einfluss des Darmsafts — die geschilderte Veränderung an ihrem Kernapparat erleiden und dass diese secundäre Theilung der Sporenkerne als ein Reifungsprocess zu betrachten ist, welcher dem Ausschlüpfen des Sporeninhalts nothwendig vorausgehen muss<sup>1)</sup>. Da die Sporen nach dem Ergebniss der oben mitgetheilten Infectionsversuche wohl höchstens 3 Tage im Darm des *Gammarus* verweilen und da sie zu jenen Reifungserscheinungen im günstigsten Falle ungefähr 48 Stunden zu brauchen scheinen, so kann man verstehen, warum der grösste Theil der Sporen den Darmcanal verlässt, ohne dass es zu einem Ausschlüpfen des Sporeninhalts kommt. Ja es scheint, als ob die Reifungserscheinungen häufig eine noch viel längere Zeit als selbst 3 Tage in Anspruch nehmen; sonst wäre wenigstens die schon oben mitgetheilte Thatsache nicht zu erklären, dass bei solchen Thieren, welche sich nur mit den schon einmal oder mehrere Male defäcirten Sporen neu inficiren können, 10 Tage lang noch zahlreiche unausgeschlüpfte Sporen im Darmcanal zu finden sind. Diese Unregelmässigkeiten setzen der weitem Verfolgung des Infectionsvorgangs ganz bedeutende Schwierigkeiten entgegen. Da immer nur eine verschwindend kleine Anzahl von Sporen zum Ausschlüpfen gelangt, so ist natürlich die Aussicht, dieses Ausschlüpfen selbst unter dem Mikroskop zu verfolgen, äusserst gering, und in der That ist es mir trotz lange fortgesetzter Versuche niemals gelungen, den Vorgang selbst zu beobachten. Auch das Ausschnellen des Polfadens, das dem Ausschlüpfen des Sporeninhalts wohl sicher vorausgeht, habe ich niemals an dem durch Infectionsversuche gewonnenen Material feststellen können.

Aus diesem Grunde kann ich auch über den weitem Fortgang der Infection keine sichern Angaben machen. Zwar fanden sich im

---

1) Aus diesem Grunde ist es auch ausgeschlossen, dass die Sporen der *Th. mülleri* schon in den Geweben des ersten Wirths zum Auskriechen gelangen und hier zur Weiterverbreitung der Parasiten dienen können, wie dies BALBIANI (1884, p. 158) für *Nosema bombycis*, L. PFEIFFER (1891, p. 133) u. a. für die Myxosporidien der Hechtharnblase und VANEY u. CONTE (1901, p. 646) für die sog. Macrosporen von *Plistophora mirandellae* angeben.

Darminhalt der inficirten Gammari einzelne, höchstens  $2 \mu$  grosse, 1- oder seltner 2kernige Körperchen, welche mit einiger Wahrscheinlichkeit als die jungen Amöboidkeime gelten konnten, ferner bemerkte ich in einigen Fällen am Epithel des Darmcanals einzelne, zusammengeknäuelte, stark lichtbrechende Fäden, welche meist in der Nähe von leeren Sporenhüllen lagen und die vielleicht als abgestossene Polfäden anzusprechen waren; doch entbehren die Deutungen aller dieser Befunde natürlich jeder positiven Sicherheit. Auch Schnittpräparate, welche in grosser Menge von künstlich inficirten Gammari hergestellt wurden, lieferten keine sichern Anhaltspunkte.

Ueber die Bedeutung der dem Ausschlüpfen des Sporeninhalts sicher vorausgehenden Kerntheilungen kann ich natürlich ebenfalls nicht mehr als eine blosser Vermuthung äussern. Es liegt sehr nahe, diese 4kernigen reifen Sporen der *Th. mülleri* mit den ebenfalls 4kernigen Sporen so vieler Phänocysten zu vergleichen. Es würden, wenn dieser Vergleich berechtigt ist, von den 4 Kernen der *Thélohania*-Spore nur 2 dem eigentlichen Amöboidkeim angehören, während die beiden andern mit den beiden Polzellenkernen der Phänocysten-spore zu vergleichen wären. Wenn nun die von mir gesehenen kleinen, meist einkernigen Gebilde wirklich die jungen, ausgeschlüpften Amöboidkeime sind, so würde man hier, wie es DOFLEIN (1898, p. 315) für die phänocysten Myxosporidien bereits gethan hat, vielleicht auf eine vorausgegangene Copulation der beiden Kerne des Amöboidkeims, resp. zweier einkernigen, aus einer Spore hervorgegangenen Keime schliessen dürfen, und die beiden andern Kerne der reifen Spore — resp. nur einer derselben — würden gleichzeitig als Reductionskerne aufzufassen sein<sup>1)</sup>. Es steht zu hoffen, dass es an günstigerem Material noch einmal gelingen wird, uns über diese wichtigen Fragen grössere Klarheit zu verschaffen.

Zum Schluss will ich nicht unterlassen, noch mitzutheilen, dass von 5 Gammari, welche 40 Tage lang in den Infectionsgefässen gehalten worden waren, 3 Stück nach dieser Zeit deutlich die für die Infection mit *Th. mülleri* charakteristischen weissen Flecke zeigten

1) Zu dieser Vermuthung, dass die beiden Kerne eines Amöboidkeims, resp. zwei aus einer Spore stammende einkernige Amöboidkeime mit einander copuliren, werde ich u. a. durch eine mündliche, mir zur Erwähnung an dieser Stelle gütigst zur Verfügung gestellte Mittheilung des Herrn Collegen Dr. SCHAUDINN veranlasst, welcher bei *Nosema bombycis* eine derartige Copulation der Amöboidkeime einer Spore direct beobachtet hat.

und auch thatsächlich stark mit den Parasiten besetzt waren, während die andern beiden Exemplare anscheinend noch vollkommen gesund waren. Ich vermag nicht mit Sicherheit zu sagen, ob diese Infectionen in der That Folgen der künstlichen Infectionsversuche waren oder ob die betreffenden Individuen nicht etwa schon vor Beginn der Versuche stark, aber äusserlich nicht sichtbar mit den Parasiten behaftet gewesen sind. Die letztere Annahme scheint mir sogar deswegen eine grössere Wahrscheinlichkeit zu besitzen, weil die Parasiten dieser *Gammari* zum grössten Theil schon aus reifen Sporonten bestanden und eine derartig schnelle Entwicklung zahlreicher reifer Sporonten nach meinen übrigen Erfahrungen bei *Th. mülleri* nicht möglich ist. Ich theile den Befund daher unter allem Vorbehalt mit.

### Allgemeine Schlussbetrachtungen.

Nach dem Gesagten ist der in den Muskeln des *Gammarus pulex* verlaufende Theil des Entwicklungscyclus von *Th. mülleri* an zwei in Gestalt und Fortpflanzungsweise ganz verschiedene Formtypen geknüpft, von denen die eine, diejenige der Meronten, jeden Falls die Ausbreitung der Parasiten in demselben Wirth besorgt, während die andere, diejenige der Sporonten, eine Neuinfection anderer Wirthe ermöglicht. Ueber die Ursache, welche im einzelnen Falle den Uebergang der Merontenform in die Sporontenform bewirkt, lässt sich zwar nichts Positives aussagen, doch ist es sehr wohl möglich, dass diese Ursache lediglich in Platzmangel besteht. Wenn die Parasiten nämlich an irgend einer Stelle den ihnen gebotenen Platz ausfüllen und sich also nicht mehr nach Art der Meronten vermehren können<sup>1)</sup>, so gehen eben die letzten hier befindlichen Meronten in die Sporontenform über. Die Neuinfection anderer Wirthe durch die Sporonten findet nicht durch Vermittlung der Eier, sondern, wie die mitgetheilten Versuche lehren, wohl stets in der Weise statt, dass die reifen Sporenballen mit den Resten der gestorbenen, inficirten *Gammari* von gesunden Thieren gefressen werden. Die grosse Mehrzahl der so in den Darmcanal der neuen Wirthe gelangten Sporen wird wieder mit den Faeces entleert, nur ein kleiner Theil derselben macht im Darmcanal einen wohl mindestens 48 Stunden dauernden weitem Reifungsprocess durch, welcher darin besteht, dass jeder der beiden Kerne einer Spore sich noch einmal theilt. Bei einigen dieser 4kernigen Sporen kommt es ungefähr am 3. Tage nach der Infection

---

1) Man vergleiche auch das im Capitel „Meronten“ S. 247 über die anormalen Vermehrungsformen der Meronten Gesagte.

zum Ausschlüpfen des Amöboidkeims, nachdem wahrscheinlich kurz vorher der Polfaden ausgeschnellt wurde. Das weitere Schicksal des Amöboidkeims ist noch dunkel. Wahrscheinlich ist er ursprünglich 2kernig, und es findet erst nach dem Ausschlüpfen eine Copulation der beiden Kerne eines Amöboidkeims, resp. zweier einkernigen, aus einer Spore stammenden Amöboidkeime statt. Die jungen, so einkernig gewordenen Amöboidkeime mögen dann durch das Epithel des Darmcanals hindurch in die Musculatur einwandern und hier vielleicht direct zu Meronten werden; doch ist auch nicht ausgeschlossen, dass sich zwischen Amöboidkeim und Merontenform noch ein weiteres Stadium einschiebt. Da sich über diese Dinge zur Zeit noch nichts Sicheres aussagen lässt, so wollen wir dieselben in der nachfolgenden theoretischen Besprechung nicht weiter berücksichtigen und uns lediglich an den im *Gammarus*-Muskel verlaufenden Theil des Entwicklungscyclus halten, der durch das Auftreten zweier verschieden gestalteten und sich in verschiedener Weise fortpflanzenden Formtypen für sich allein schon das Gepräge eines Generationswechsels<sup>1)</sup> erhält.

Es sind bisher nur wenige Fälle aus der Entwicklungsgeschichte der Myxosporidien bekannt geworden, wo neben der Dauersporenbildung, der sog. „propagativen“ Vermehrung, wie sie DOFLEIN (1898, p. 316) nennt, auch noch eine „multiplicative“ Vermehrung innerhalb desselben Wirths besteht. Ein derartiger sicherer Fall, der *Myxidium lieberkühni* BÜTSCH. betrifft, ist z. B. von COHN (1896, p. 242, tab. 7, fig. 4 u. 5) mitgetheilt worden, und auch DOFLEIN (1898, p. 317, fig. 57 u. 58) hat bei *Chloromyxum leydigi* MING. ähnliches gesehen. Weniger klar als bei diesen Phänocysten lagen die Verhältnisse bisher bei den darauf hin untersuchten cryptocysten Myxosporidien. Zwar haben auch hier verschiedene Forscher, u. a. KEFERSTEIN (1862, p. 136, fig. 1) bei *Plistophora helminthophthora* (KEF.) und DOFLEIN (1898, p. 337) bei *Glugea lophii* DOFL. eine multiplicative Fortpflanzung sehr wahrscheinlich gemacht, doch sind die betreffenden Befunde meist recht lückenhaft und anfechtbar (cf. MRÁZEK, 1900, p. 5, 6; LÜHE,

---

1) Wenn auch beide Formtypen sich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzen, so glaube ich doch, dass der Ausdruck „Generationswechsel“ hier ebenso berechtigt ist wie in den Fällen, wo ungeschlechtlich sich vermehrende mit geschlechtlichen Generationen abwechseln. Wie schon angedeutet, ist es übrigens sehr wahrscheinlich, dass der Generationswechsel von *Th. mülleri* durch das Hinzutreten einer dritten sich geschlechtlich fortpflanzenden Form — nämlich der Amöboidkeime — eine noch grössere Complication erhält.

1900, p. 87), und es dürfte daher der hier an günstigem Material erbrachte ausführliche Nachweis, dass bei einem cryptocysten Myxosporidium eine solche multiplicative Fortpflanzung stattfindet, für die weitere Erforschung der Gruppe immerhin von einigem Interesse sein.

Ein zweiter Punkt, auf den ich noch kurz hinweisen möchte, ist die individuelle Selbständigkeit der Sporonten von *Th. mülleri*. Mehrere Forscher, welche sich mit den Mikrosporidien befasst haben, z. B. DOFLEIN (1898, p. 334) und LÜHE (1900, p. 87), bezeichnen die bei nahe verwandten Mikrosporidien vorkommenden, von einer besondern Hülle umgebenen Sporonten gewöhnlich als „Pansporoblasten“, indem sie dieselben mit den im Plasma des Mutterthiers liegenden Sporenbildungsbezirken der phänocysten Myxosporidien vergleichen. Die bei *Th. mülleri* bestehenden Verhältnisse lassen sich indessen nicht ohne weiteres in dieses hergebrachte Schema einreihen. Denn die Sporenhaufen entstehen hier ja gar nicht im Innern einer sie umhüllenden mütterlichen Protoplasmamasse (cf. auch L. PFEIFFER, 1895b, p. 59), sondern jeder derselben geht vielmehr aus einem vollkommen isolirten, einkernigen Individuum hervor. Dass bei zahlreichen andern, mit *Th. mülleri* nahe verwandten *Thélohania*- und *Plistophora*-Arten eine ganz ähnliche Individualisirung der sporulirenden Zellen besteht, ist ja schon von verschiedenen Autoren mit Recht hervorgehoben worden. Bei einzelnen Formen, wie z. B. bei der sog. *Glugea lophii* DOFL. (cf. DOFLEIN, 1898, p. 334, 336; MRÁZEK, 1900, p. 4), scheint allerdings die Hülle, welche die reifen Sporonten umgiebt, sehr hinfällig zu sein und bald resorbirt zu werden, so dass die aus den verschiedenen Sporonten hervorgehenden Sporen schliesslich durch einander gerathen und gleichmässig die ganze Parasitencyste erfüllen; immerhin besteht aber, den vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen nach zu schliessen, auch bei dieser Form ursprünglich eine individuelle Scheidung der einzelnen Sporonten. Nun könnte man sich ja vorstellen, dass die Sporonten der *Th. mülleri* und der in dieser Beziehung ähnlichen Formen nichts anderes als Pansporoblasten sind (cf. z. B. LÜHE, 1900, p. 87), welche im Laufe der phylogenetischen Entwicklung zu selbständigen Individuen geworden sind, und es scheint in der That Mikrosporidien zu geben, bei denen die Sporonten, grade wie echte Pansporoblasten, innerhalb einer mütterlichen Plasmamasse entstehen<sup>1)</sup>. Andererseits könnte man

1) Derartige Verhältnisse scheinen z. B. bei *Plistophora danilewskyi* (L. PFR.) (cf. L. PFEIFFER, 1891, p. 102—104, fig. 44; 1895b, p. 45, fig. 18), ferner vielleicht bei *Nosema anomalum* MONZ (cf. THÉLOHAN, 1895, dessen Arbeit mir leider nicht zugänglich gewesen ist) und end-

aber die selbständigen Sporonten der Mikrosporidien ebenso gut mit den ganzen, die Pansporoblasten einschliessenden Protoplasmakörpern der Phaenocystes in eine Reihe stellen, und auch zu Gunsten dieser Theorie liessen sich mehrere Beispiele anführen<sup>1)</sup>. Als weitere Konsequenz würde sich dann eine Gleichstellung der zwischen den Sporen von *Th. mülleri* liegenden Zwischensubstanz mit dem bei der Pansporoblastenbildung übrig bleibenden Protoplasma des phänocysten Myxosporidiums ergeben. Indessen glaube ich nicht, dass vor der Hand mit solchen, doch mehr oder minder gewagten Vergleichen überhaupt viel gewonnen ist. Dasselbe gilt natürlich von allen Classificationsversuchen innerhalb der Gruppe der Mikrosporidien, welche auf derartigen Vergleichen basiren. So lange wir noch nicht mit Sicherheit sagen können, was als „Pansporoblast“ bei den Mikrosporidien zu bezeichnen ist, dürfen wir diesen Begriff auch nicht bei einer systematischen Gruppierung der Mikrosporidien verwenden, wie es DOFLEIN (1898) bei seiner Eintheilung der Mikrosporidien in Oligosporogenea und Polysporogenea gethan hat. Hoffentlich dienen die vorstehenden Erörterungen wenigstens dazu, in diesem Punkte eine klarere Fragestellung herbeizuführen, die ja, wie überall, auch hier eine der wesentlichsten Voraussetzungen alles gedeihlichen Weiterforschens ist.

Auch die allgemeinen Verwandtschaftsverhältnisse zwischen den Myxosporidien und den übrigen Sporozoen erscheinen bei Berücksichtigung der Entwicklungsgeschichte von *Th. mülleri* in einem etwas andern Licht als bisher. Vor Kurzem ist erst von SCHAUDINN (1900, p. 281) der Vorschlag gemacht worden, die Classe der Sporozoen in zwei Subclassen einzutheilen, von denen die erste, die der sog. Telo-

lich bei dem neuerdings durch HAGENMÜLLER (1899, p. 836—839) bekannt gewordenen *Nosema stephani* zu bestehen. Allerdings sind die meisten Beschreibungen nicht eindeutig genug, um ein sicheres Urtheil über diese Fälle zu ermöglichen.

1) So vor allem das von KOROTNEFF (1892) beschriebene *Nosema bryozoides*, bei dem die isolirten Sporen unmittelbar in der Protoplasmamasse des Mutterkörpers gelegen sind (cf. l. c. p. 593, fig. 3), ferner *Nosema bombycis* NÄGELI, bei welchem nach den Angaben mancher Autoren (z. B. KULAGIN, 1898, p. 470) zwischen den reifen Sporen noch mütterliche Protoplasmamasse vorhanden ist, dann *Plistophora schmeili* (L. PFR.), wo das Protoplasma des ursprünglich amöboid beweglichen Mutterkörpers allmählich zur Sporenbildung verbraucht wird (cf. SCHWIAKOFF, 1894, p. 21), endlich die neuerdings von VANEY u. CONTE (1901, p. 645) beschriebene *Plistophora mirandellae*, bei der die Sporen im Protoplasma amöboider Formen entstehen, u. a. m.

sporidia, die Gregarinen, Coccidien und Hämosporidien umfassen sollte, während die zweite, diejenige der sog. Neosporidia, durch die Myxo- und Sarkosporidien repräsentirt würde. Die Telosporidia sollten dadurch charakterisirt sein, dass bei ihnen die Dauersporenbildung am Ende des vegetativen Lebens stattfindet, die Neosporidia dadurch, dass bei ihnen während des ganzen vegetativen Lebens Dauersporen gebildet werden. Nun ist es ja zwar sehr wahrscheinlich, dass die Myxosporidien und Sarkosporidien unter einander näher verwandt sind als mit den übrigen Sporozoenordnungen, und in so fern dürfte die SCHAUDINN'sche Gruppierung auch im Allgemeinen das Richtige treffen; nur liegt der wesentliche Unterschied beider Gruppen wohl nicht in der Art und Weise der Dauersporenbildung. Denn bei *Th. mülleri* z. B. — und vermuthlich noch vielen andern Mikrosporidien —, die doch zu den „Neosporidia“ gehören würde, findet ja, wie wir gesehen haben, die Dauersporenbildung gar nicht während des ganzen vegetativen Lebens, sondern vielmehr nur am Ende desselben statt — grade wie bei den „Telosporidia“, z. B. den Coccidien, mit denen diese Mikrosporidien durch ihre kuglige, pseudopodienlose Gestalt auch sonst noch eine äussere, wohl auf Convergenz beruhende Aehnlichkeit besitzen.

Aus alle dem geht hervor, dass allgemeine Classificationsversuche und weiter gehende theoretische Schlussfolgerungen zur Zeit noch verfrüht sind. Wir werden dazu erst noch die Ergebnisse weiterer, eingehender Untersuchungen über die Naturgeschichte der Myxosporidien abzuwarten haben, die uns vermuthlich noch manche überraschende Aufklärung bringen werden.

### Chronologisches Verzeichniss der citirten Literatur.

---

NB. Die innerhalb eines Jahres erschienenen Abhandlungen sind alphabetisch nach den Namen der Verfasser geordnet. Wo in einem Jahre zwei von demselben Autor herrührende Arbeiten vorhanden sind, habe ich sie — wie auch im Text — durch die Buchstaben a und b von einander unterschieden. Die mit † bezeichneten Abhandlungen haben mir nicht im Original vorgelegen.

- 1856—1857. LEBERT, Ueber die gegenwärtig herrschende Krankheit des Insects der Seide, in: Jahresber. Wirksamk. Ver. Beförd. Seidenb. Prov. Brandenburg im Jahre 1856—1857. Fast vollständig abgedruckt in: Berl. entom. Zeitschr., Jg. 2 (1858; hiernach citirt).
1857. NÄGELI, Ueber die neue Krankheit der Seidenraupe und verwandte Organismen, in: Bot. Zeitg., Jg. 15, 44. Stück.
1862. KEFERSTEIN, Ueber parasitische Pilze aus *Ascaris mystax*, in: Z. wiss. Zool., V. 11.
1866. BALBIANI, Recherches sur les corpuscules de la pébrine, in: Journ. Anat. Physiol., Année 3. (Hiernach citirt), auch in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 63, 1866.
1866. BÉCHAMP, Recherches sur la nature de la maladie actuelle des vers à soie, *ibid.* V. 63.
- 1867a. BALBIANI, Études sur la maladie psorospermique des vers à soie, in: J. Anat. Physiol., Année 4.
- 1867b. —, Sur la prétendue reproduction par scissiparité des corpuscules ou psorospermies des vers à soie, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 64.
1867. BÉCHAMP, Faits pour servir à l'histoire de la maladie parasitaire des vers à soie appelée pébrine, *ibid.* V. 64.
1867. PASTEUR, Lettre à M. DUMAS sur la nature des corpuscules des vers à soie, *ibid.* V. 64.
1883. BALBIANI, Les Sporozoaires (suite); les Microsporidies, in: J. Micrograph., V. 7, Paris.
1884. —, Leçons sur les Sporozoaires, Paris.
1888. HENNEGUY, Note sur un parasite des muscles du *Palaemon rectirostris*, in: Mém. Soc. philom. à l'occas. du Centenaire de sa fondation 1788—1888, Paris.

1888. PFEIFFER, L., Beiträge zur Kenntniss der pathogenen Gregarinen. I. Die Mikrosporidien und die Fleckenkrankheit (Pébrine) des Seidenspinners, in: Zeitschr. Hygiene, V. 3.
1891. —, Die Protozoen als Krankheitserreger, 2. Aufl., Jena (hiernach citirt), † 1. Aufl., Jena 1890.
- †1892a. HENNEGUY et THÉLOHAN, Myxosporidies parasites des muscles chez quelques Crustacés décapodes, in: Ann. Micrograph., Paris, V. 4.
- 1892b. —, Sur un Sporozoaire parasite des muscles des Crustacés décapodes, in: CR. Soc. biol. Paris, (9) V. 4, ferner in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 114, und in: Ann. Mag. nat. Hist., (6) V. 10 (hiernach citirt).
1892. KOROTNEFF, Myxosporidium bryozoides, in: Z. wiss. Zool., V. 53.
1894. SCHEWIAKOFF, Ueber einige ekto- und endoparasitische Protozoen der Cyclopiden, in: Bull. Soc. Natural. Moscou, Année 1893, V. 7.
- 1895a. PFEIFFER, L., Nachträge zu: Die Protozoen als Krankheitserreger. I. Ueber Blutparasiten (Serumsporidien) bei blutkörperchenfreien niedern Thieren, in: Correspondenzblätter allgem. ärztl. Ver. Thüringen, 1895, No. 1.
- 1895b. —, Die Protozoen als Krankheitserreger, Nachträge, Jena.
- †1895. THÉLOHAN, Recherches sur les Myxosporidies, in: Bull. sc. France Belg., V. 26.
1896. COHN, Ueber die Myxosporidien von *Esox lucius* und *Perca fluviatilis*, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat.
1797. LÉGER, Sur une nouvelle Myxosporidie de la famille des Glugeidées, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 125 (hiernach citirt), auch in: Ann. Mag. nat. Hist., (6) V. 20.
1898. DOFLEIN, Studien zur Naturgeschichte der Protozoen. III. Ueber Myxosporidien, in: Zool. Jahrb., V. 11, Anat.
1898. KULAGIN, Zur Entwicklungsgeschichte von *Glugea bombycis* THÉLOHAN, in: Zool. Anz., V. 21.
1898. ZIEMANN, Ueber Malaria- und andere Blutparasiten, Jena.
1899. HAGENMÜLLER, Sur une nouvelle Myxosporidie, *Nosema Stephani*, parasite du *Flesus passer* MORÉAU, in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 129.
1899. LABBÉ, Sporozoa, in: Thierreich, Liefg. 5, Berlin.
1900. LÜHE, Ergebnisse der neuern Sporozoenforschung, Jena (erweiterter Abdruck eines Referats in: Ctrbl. Bakt., V. 27 u. 28, Abth. 1, 1900).
1900. MRÁZEK, Sporozoenstudien. II. *Glugea lophii* DOFLEIN, in: SB. böhm. Ges. Wiss., math.-naturw. Cl., Jg. 1899.
1900. SCHAUDINN, Untersuchungen über den Generationswechsel bei Coccidien, in: Zool. Jahrb., V. 13, Anat.
1901. STEMPELL, Zur Entwicklung von *Pleistophora mülleri* (L. PFR.) (vorläufige Mittheilg.), in: Zool. Anz., V. 24, No. 639.
1901. VANEY et CONTE, Sur une nouvelle Microsporidie, *Pleistophora mirandellae*, parasite de l'ovaire d'*Alburnus mirandella* BLANCH., in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 133.
-

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel 25.

Fig. 1a u. b. Zwei mit *Thélohania mülleri* (L. PFR.) inficirte Exemplare von *Gammarus pulex* (L.). Photographische Aufnahme nach dem Leben. 1 : 1.

Fig. 2. Nicht inficirter *Gammarus pulex* nach dem Leben, zum Vergleich. 1 : 1.

Fig. 3. Transversalschnitt durch die Brustregion eines mit *Thélohania mülleri* inficirten *Gammarus pulex*. Man erkennt deutlich die dunkler gefärbten Parasitenmassen (*p*) in der Rumpf- und Extremitätenmuskulatur. Die mit *x* bezeichneten, dunklen Massen bestehen aus einem andern Parasiten, der von L. PFEIFFER (1895a, p. 21, fig. 12 A—C; 1895b, p. 24, fig. 12, 32, 33) beschrieben, aber nicht benannt worden ist. Conservirt mit heissem Sublimatalkohol (nach SCHAUDINN), gefärbt mit Methylenblau-Eosin (nach ROMANOWSKY-ZIEMANN). Mikroskopische Aufnahme mit dem ZEISS'schen Mikroplanare, Serie Ia, Brennsw. 35 mm. 20 : 1.

Fig. 4. Ein kleiner Theil des in Fig. 3 dargestellten Schnitts bei stärkerer Vergrößerung. Man unterscheidet in den Parasitenmassen die schwarz (im Präparat violett) gefärbten reifen Sporonten (*p*) von den heller (im Präparat hellblau) gefärbten Meronten und unreifen Sporonten (*p*<sub>1</sub>). Aussen werden die Parasitenmassen von der stehen gebliebenen Bindegewebshülle (*bg*) des inficirten Muskels umhüllt. Mikrophotographische Aufnahme mit dem ZEISS'schen Apochromat-Objectiv von 8 mm Brennsw. (num. Ap. 0,65) in Verbindung mit dem ZEISS'schen Projectionsoocular 2. 180 : 1.

Fig. 5—109. *Thélohania mülleri* (L. PFR.). Verschiedene Formen des Parasiten nach dem Leben und nach Ausstrichpräparaten, welche mit heissem Sublimatalkohol fixirt und mehrere Tage lang mit verdünntem DELAFIELD'schen Hämatoxylin (nach SCHAUDINN) gefärbt waren. Sämmtliche Figuren sind bei 2250facher Vergrößerung unter Anwendung der ZEISS'schen Apochromat-Oelimmersion von 2 mm Brennsw. (num. Ap. 1,30) in Verbindung mit dem ZEISS'schen Compensationsocular 18 gezeichnet.

Fig. 5—8. Ungetheilte Meronten, nach dem Leben.

Fig. 9—17. Meronten in Zweitheilung, Knospung und Kettenform, nach dem Leben.

Fig. 18—23. Ungetheilte Meronten, nach gefärbten Dauerpräparaten.

Fig. 24—38. Meronten in Zweitheilung, Knospung und Kettenform, nach gefärbten Dauerpräparaten.

Fig. 39—43. Meronten, bei denen sich in Folge der Conservirung die äussere, Pellicula-ähnliche Hüllschicht abgehoben hat, nach gefärbten Dauerpräparaten.

Fig. 44—52. Sporonten in verschiedenen Entwicklungsstadien nach dem Leben: Fig. 44 einkerniger Sporont; Fig. 45 Sporont nach der Zweitheilung; Fig. 46 Sporont kurz vor der Viertheilung; Fig. 47 Sporont nach der Viertheilung; Fig. 48 Sporont nach der Achttheilung; Fig. 49 Sporont, dessen 8 Theilstücke sich abgerundet haben; Fig. 50 Sporont mit unreifen, noch dünnschaligen Sporen; Fig. 51 u. 52 Sporonten mit reifen Sporen.

Fig. 53—73. Sporonten in verschiedenen Entwicklungsstadien, nach gefärbten Dauerpräparaten: Fig. 53—54 einkernige Sporonten; Fig. 55—60 Sporonten in verschiedenen Phasen der Zweitheilung; Fig. 61 u. 62 zweigetheilte Sporonten; Fig. 63 u. 64 in Viertheilung begriffene Sporonten; Fig. 65 u. 66 viergetheilte Sporonten in zwei verschiedenen Ansichten; Fig. 67 in Achttheilung begriffener Sporont; Fig. 68—72 Sporonten mit Sporen in verschiedenen Entwicklungsstadien (Fig. 71 u. 72 etwas gequetscht); Fig. 73 Hülle und Zwischensubstanz eines Sporonten, aus welchem die Sporen herausgefallen sind.

Fig. 74—85. Einzelne Sporen in verschiedenen Entwicklungsstadien nach gefärbten Dauerpräparaten: Fig. 74—82. Jugendliche Sporen mit einem Kern; Fig. 83 Spore im Stadium der Kerntheilung; Fig. 84 reife Spore mit 2 Kernen; Fig. 85 reife, zweikernige Spore mit Vacuole und Polkapsel.

Fig. 86—88. Reife Sporen nach Behandlung mit Iodtinctur: Fig. 86 Spore mit beginnender Ausschleuderung des Polfadens; Fig. 87 Spore mit halb ausgeschleudertem Polfaden; Fig. 88 Spore mit ganz ausgeschleudertem Polfaden.

Fig. 89 u. 90. Normale, reife Sporen nach dem Leben.

Fig. 91—101. Anormale Sporen und Sporonten nach dem Leben: Fig. 91 u. 92 durch Verwachsung zweier Sporen entstandene Zwillingsformen; Fig. 93 Sporont mit nur 2 grossen, reifen Sporen; Fig. 94—100 verschiedene anormal grosse, reife Sporen, die theilweise noch von der Sporontenhülle umgeben sind; Fig. 101 anormale, reife Spore, welche einen weitem Zerfall ihres Inhalts zeigt.

Fig. 102. Anormaler, unreifer Sporont nach dem Leben.

Fig. 103—107. Anormale Zwischenformen zwischen Meronten und Sporonten, theilweise mit reifen Sporen, nach dem Leben.

Fig. 108. Reife Spore aus dem Darmcanal eines künstlich mit *Th. mülleri* inficirten *Gammarus pulex*, ca. 3 Tage nach Beginn der Infection: jeder der beiden Sporenkerne befindet sich in Zweitheilung. Nach einem gefärbten Dauerpräparat.

Fig. 109. Leere Sporenhülle aus dem Darminhalt eines künstlich mit *Th. mülleri* inficirten *Gammarus pulex*, ca. 3 Tage nach Beginn der Infection. Nach einem gefärbten Dauerpräparat.

# Untersuchungen über die Zerfliessungserscheinungen der ciliaten Infusorien

(nebst Bemerkungen über Protoplasmastructur, Protoplasma-  
bewegungen und Vitalfärbungen).

Von

**Dr. Karl Kölsch.**

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

**Hierzu Tafel 26—28 und 5 Abbildungen im Text.**

Vorliegende Arbeit behandelt die von der naturwissenschaftlich-mathematischen Facultät der Universität Heidelberg für das Studienjahr 1899/1900 gestellte Preisaufgabe, in welcher eine genauere Untersuchung der Zerfliessungserscheinungen der ciliaten Infusorien gewünscht war.

## **I. Historischer Ueberblick.**

Die Kenntniss der Zerfliessungserscheinungen der ciliaten Infusorien ist wohl so alt wie die Kenntniss dieser einzelligen Wesen selbst. Die ersten literarischen Angaben über diesen Gegenstand reichen deshalb auch bis ins Ende des 18. Jahrhunderts zurück. Mit Verwunderung und naivem, vorurtheilslosem Entzücken schildert zum ersten Mal der dänische Naturforscher O. F. MÜLLER (15) diese merkwürdigen Erscheinungen recht gut, in höchstem Maasse überrascht durch die Einfachheit, mit der ein lebendes Wesen plötzlich in ein lebloses Nichts vergehen konnte. Er sah das Zerfliessen bei allmählicher Verdunstung des Wassertropfens, in welchem er die Infusorien auf dem Objectträger ausgebreitet hatte, oder auch bei Druckwirkung eintreten; aber obgleich der Effect bei den verschiedensten Arten stets derselbe war, eine Auflösung der lebendigen Substanz, so drückten immerhin die verschiedenen Worte: „effusio molecularum“, „effundi“ oder „dirumpi“, „solvi in moleculas“, „diffluere“, „efflari“ etc., mit welchen er die Erscheinung beschreibt, doch aus, dass die in der Zelle sich einstellenden Veränderungen im Verlauf des Absterbens ihrem Charakter nach recht verschieden sein konnten. Da er jedoch ebenso wenig wie seine Mitforscher von LEEUWENHOEK bis CUVIER den innern Bau der Infusorien, noch weniger die Zusammensetzung der lebendigen Substanz genauer kannte, sondern

sich, überwältigt von der Artenfülle der wasserbewohnenden mikroskopischen Wesen, mit der Beobachtung ihrer Lebensweise, der Beschreibung ihrer äussern Gestalt und der Einreihung in ein System begnügte, so kam er nicht über eine einfache Schilderung der Thatsachen hinweg.

Mit CHR. G. EHRENBERG (24, 25) und F. DUJARDIN (22, 23) kam eine neue Epoche. Man wandte sich eifriger dem Studium der innern Organisation zu, verglich die Resultate mit dem, was man bei den höhern Formen erfahren hatte, und suchte nach Analogien. Die Zerfliessungserscheinungen wurden genauer studirt, weil man von ihnen eine befriedigende Lösung der schwebenden verwickelten Fragen erhoffte; war es doch auch die einzige Präparationsmethode, die ein tieferes Eindringen in Feinheiten des morphologischen Baues, die man am lebenden Thier nicht mit Sicherheit feststellen konnte, ermöglichte. Die Zerfliessungserscheinungen begannen daher eine sehr wichtige Rolle zu spielen in dem Streit, welcher sich alsbald zwischen EHRENBERG und DUJARDIN entspann. EHRENBERG glaubte die weitgehendste Uebereinstimmung zwischen dem Bau der Infusorien und der Organisation der höhern Thiere gefunden zu haben. Seine Polygastrica-Theorie ist bekannt. Er hatte die Zerfliessungserscheinungen recht gut beobachtet, wie eine Stelle (24, p. 5) beweist, wo er das Zerfliessen eines *Stentor* beschreibt; aber er hielt die Erscheinung für einen Fortpflanzungsvorgang, bei dem sich das Mutterthier auflöse; die dabei ausgestreuten Inhaltskörnchen waren die Eier. DUJARDIN (22, 23) trat diesen Ansichten energisch und mit Erfolg entgegen. Ihm bewiesen umgekehrt die Zerfliessungserscheinungen schlagend die einfache Organisation der Infusorien. Er machte zum ersten Mal auf die Verschiedenheit im Verlauf der Zerfliessungserscheinungen aufmerksam: den ersten Typus charakterisirte er durch das Wort „difffluence“, den zweiten durch den Ausdruck „exsudation de la substance glutineuse“.

Den ersten Typus fand er vertreten bei Infusorien mit mehr oder weniger resistenten Oberflächenhäutchen, *Trichoda*, *Kerona* und ähnlichen Formen. Hören wir, was er darüber berichtet: „On détermine aisément la difffluence, en approchant du porte-objet une barbe du plume trempée dans l'ammoniaque et l'on peut alors suivre commodément sa marche. L'animal s'arrête; mais il continue à mouvoir rapidement ses cils; puis tout à coup, sur un point quelconque de son contour, il se fait une échancrure et toutes les parcelles provenant de cette décomposition partielle sont chassées au loin par le mouvement vibratile. L'échancrure s'augmente sans cesse jusqu'à ce qu'il ne reste plus que l'une des extrémités, qui disparaît à son tour“ (23, p. 33). Dasselbe geschah bei Wasserverdunstung. Nirgends fand er eine Spur der von EHRENBERG in den Körper hinein gedeuteten Organe. Die frei werdenden Körnchen, nach O. F. MÜLLER'S Auffassung die Moleküle, d. h. die Elemente der lebendigen Substanz, welche er als eine schleimige Gallerte betrachtete, erkannte DUJARDIN richtig als unverdaute Reste verschlungener Beutethiere oder Stoffwechselproducte des Körpers.

Den zweiten Typus der Auflösung fand er vertreten bei *Paramecium*, *Vorticella* und allen jenen Infusorien, die er sich nicht von einer einheitlichen Lamelle, sondern von einem netzig durchbrochenen Maschenwerk stärkerer fibrillärer Differenzirungen der Sarkode nach aussen begrenzt dachte, ein Irrthum, zu welchem ihn die Oberflächen-sculptur der Pellicula verleitete. Bei Druck sollte durch die Maschen dieses Netzwerks die „substance glutineuse“ des Innern, DUJARDIN's Sarkode, hervortreten und die Sarkodetropfen bilden. Dabei betonte er ausdrücklich, dass auch auf der Oberfläche von Infusorien, welche „par diffluence“ aufgelöst werden, an den der peitschenden Cilienbewegung weniger ausgesetzten Stellen solche Sarkodetropfen auftreten können und entweder als gestielte Anhänge im Verband des Körpers bleiben oder sich auch loslösen und wegschwimmen. MÜLLER hatte sie für Ovarien oder Eier gehalten, EHRENBERG derartige vacuolisirte Fortsätze dagegen als Magenbildungen angesprochen. DUJARDIN wies diese Ansicht zurück auf Grund seiner Beobachtung, dass manche dieser Sarkodetropfen spontan so stark vacuolär werden konnten, dass die Sarkode schliesslich mit zunehmender Grösse der Vacuolen vollständig zerstört wurde. Diese Flüssigkeitstropfen dachte DUJARDIN entstanden durch Aufnahme von Wasser, jedoch wusste er die Frage, ob es sich um eine verglimmende Lebenserscheinung der schleimigen Körpersubstanz oder um ein rein physikalisches Phänomen handelte, nicht zu entscheiden. Die Sarkode, so wie sie sich ihm in den ausgetretenen Tropfen darbot, bezeichnet er als eine Substanz „parfaitement homogène, élastique et contractile, diaphane, et réfractant la lumière un peu plus que l'eau, mais beaucoup moins que l'huile“. Als besondere Eigenschaften der Sarkodetropfen hob er ihre Membranlosigkeit, ihre Unlöslichkeit und doch so grosse Zerstörbarkeit durch Wasser, ihre Gerinnungsfähigkeit in Essigsäure, Alkohol und durch Wärme, ihre leichte Löslichkeit in Alkalien und ihre Klebrigkeit hervor.

Hier und da<sup>1)</sup> tauchten wieder Versuche auf, die Zerfliessungsvorgänge mit der Fortpflanzung in Zusammenhang zu bringen und losgelöste Sarkodetropfen als Knospen oder Eier zu deuten; jedoch blieb DUJARDIN's Ansicht bis in die neuere Zeit hinein allgemein die herrschende, wohl hauptsächlich deshalb, weil trotz der Fortschritte in der Protoplasmakunde niemand den Zerfliessungserscheinungen besondere Aufmerksamkeit schenkte.

Erst das Jahr 1876 brachte eine Arbeit von L. MAGGI (43), welche speciell dem Studium der Zerfliessungserscheinungen gewidmet war. Er behielt für die bei Druck- oder Alkaliwirkung auf der Oberfläche des Infusorienleibes auftretenden Tropfen den DUJARDIN'schen Namen „Sarkodetropfen“ bei; obgleich er, dem damaligen Stand der Wissenschaft entsprechend, die lebendige Substanz als Protoplasma bezeichnete, so schloss er sich in jeder Beziehung der von DUJARDIN getroffenen Unterscheidung zwischen einer Auflösung (decomposizione) durch Zer-

1) Die hierher gehörigen Arbeiten sind kritisch besprochen bei BÜTSCHLI (10, p. 1823).

fliessen (diffluenza) einerseits und einer Ausschwitzung von Protoplasma (essudazione) andererseits an. Nichts desto weniger enthielt seine Arbeit durch die Angabe, dass die Sarkodetropfen bei Berührung mit Wasser sich mit solchem vollsaugen und die charakteristische, ausserordentlich variable Gestalt des sog. Myelins annehmen sollen, etwas unvermuthet Neues. „Allorchè“ — sagt MAGGI — „la diffluenza incomincia in una parte del corpo d'un infusorio, e chè perciò si hanno i globuli di sarcode, in allora bisogna esser pronti a farvi arrivare dell'aqua. Appena questa tocca i globuli, li imbibisce ed essi manifestano le forme della mielina.“ Er beobachtete diese Erscheinung bei *Chilodon cucullulus* EHRBG., *Oxytricha gibba* CLAP. et LACH., *Paramaecium aurelia* EHRBG., *Amphileptus meleagris* CLAP. et LACH., *Colpoda cucullus* EHRBG., *Vorticella microstoma* EHRBG. und *Epistylis*. Weiterhin jedoch sollte nach seiner Ansicht das Myelin sich nicht nur aus den Sarkodetropfen hervorbilden, sondern auch im Körper der lebenden Infusorien vorhanden sein. So erklärte er die fettig aussehenden Granulationen, die sich namentlich am Vorder- und Hinterende von *Oxytricha pellionella*, *Stylyonychia mytilus* und in den Concrementvacuolen von *Loxodes rostrum* angehäuft finden, ohne weiteres für Myelin. Hieraus zog er den Schluss, dass diese Substanz am Aufbau des Infusorienplasmas Antheil habe.

Diese Ansichten MAGGI's wurden von BÜTSCHLI (10, p. 1823) skeptisch beurtheilt, indem er mit Recht darauf hinwies, dass die Sarkodetropfen „keine der charakteristischen Eigenschaften besitzen, welche die Myelin genannten Bildungen bei höhern Organismen kennzeichnen“. Meine Untersuchungen haben nun doch in so fern eine Bestätigung der bisher fast unbeachteten Angaben MAGGI's geliefert, als thatsächlich beim Zerfliessen zahlreicher Infusorien typische Myelinbildungen auftreten. Wie weit jedoch MAGGI's Angaben über die Entstehung dieser Gebilde und ihr Vorkommen bei den von ihm namhaft gemachten Formen richtig sind, soll erst bei Besprechung der einzelnen Arten erörtert werden.

Mit unserer erst in den letzten drei Jahrzehnten durch zahlreiche Arbeiten erweiterten Kenntniss der Protoplasmastructur, in welchen die Irrigkeit der DUJARDIN'schen Ansicht von der Einheitlichkeit und Homogenität der Sarkode und der einfachen Sarkodenatur der Protozoen nachgewiesen und gezeigt wurde, dass in der lebendigen Substanz eine innige Durchdringung zweier physikalisch und chemisch differenten Substanzen vorliege, treten auch zwei neue Ansichten über die Natur der DUJARDIN'schen Sarkodetropfen hervor, ohne jedoch eine allgemeine Anerkennung zu finden, weil fast Niemand den Zerfliessungserscheinungen besondere Beachtung schenkte.

FABRE-DOMERGUE (28), ein eifriger Verfechter der Lehre vom netzigspongiosen Bau des Entoplasmas und der vacuolären oder alveolären Structur seiner ektoplasmatischen Differenzirungen (p. 49), versuchte die Sarkodetropfen als hervorgepresstes „Paraplasma“ zu erklären. Er dachte sich das Protoplasma zusammengesetzt aus zwei Bestandtheilen: dem Hyaloplasma (unser Plasma) und dem Paraplasma (unser Enchylema), von denen das Hyaloplasma der geformte Bestandtheil,

die Grundsubstanz des netzig-spongiösen Maschenwerks, der Träger der Lebensfunctionen des Protoplasmas und der Sitz der Contractilität — „l'élément vivant par excellence“ — das Paraplasma dagegen der specifisch flüssige Bestandtheil — „un liquide vivant“ —, die die Maschen des Netzwerks erfüllte und vollständig durchtränkte, bedeutete. Bei vorsichtigem Pressen, so dass keine Verletzungen der „Cuticula“ entstanden, durch welche zugleich auch das Hyaloplasma hätte austreten können, sollte das Paraplasma durch das Ektoplasma und die Cuticula hervorquellen. FABRE'S Paraplasma hatte durchaus die von DUJARDIN für die Sarkode erkannten physikalischen und chemischen Eigenschaften, nur fehlte ihm die Contractilität, die DUJARDIN für seine Sarkode in Anspruch genommen hatte. Weiterhin (p. 57) sollte sich das Paraplasma in seinem Verhalten chemischen Reagentien gegenüber durchaus dem Hyaloplasma anschliessen, nur weniger energisch reagiren. Ebenso sollte es nach Fixirung des Protoplasmas mit denselben Farbstoffen tingirbar sein wie das Hyaloplasma, die Färbung jedoch weniger scharf ausgesprochen bleiben. Der einzige in die Augen fallende Unterschied zwischen Hyaloplasma und Paraplasma war somit die Contractilität des erstern. Der grössern Dichte und der stillschweigend von FABRE angenommenen Festigkeit des Hyaloplasmas legte er nur untergeordneten Werth bei. Auf Details werden wir später eingehen.

Auf die Unhaltbarkeit dieser Ansicht, welche eine scheinbar sehr einfache Erklärung des Thatbestandes gab, wies zum ersten Mal BÜTSCHLI (10, p. 1822) hin. Dagegen sprach seiner Meinung nach einerseits, dass „mit dem Auftreten der Tropfen an einer Oberflächenstelle eines Infusors stets eine mehr oder minder weitgehende Zerstörung der unterliegenden Körperschicht verbunden“ ist, die bei Grösserwerden der Tropfen zu einer vollständigen Zerstörung des Alveolarsaums und Ektoplasmas führen kann, andererseits aber auch der Umstand, dass diese Tropfen „keineswegs nur bei Druck, sondern auch unter dem Einfluss quellender Stoffe auftreten, wo von Druck keine Rede sein kann“. Diese Erfahrung, „sowie das ganze Aussehen der Erscheinung führten ihn zu der Ansicht, dass die Tropfen durch wirkliche Auflösung der äussern Körperschicht entstehen, indem an gewissen Stellen rasch grosse Quantitäten Wasser aufgenommen werden“, es sich also um einen Quellungs Vorgang handle. Auch BÜTSCHLI machte von Neuem auf die schon von DUJARDIN ausdrücklich hervorgehobene Thatsache aufmerksam, dass der Verlauf des Zerfliessens bei den verschiedenen Ciliaten, „doch auch bei derselben Form unter verschiedenen Einflüssen etwas verschieden sein kann“, indem plötzlich an einer Stelle der Körperoberfläche, häufig an einem Ende, eine Auflösung des Plasmas beginnt, bis der ganze Körper in meist kurzer Zeit vernichtet ist oder auch „die Auflösung plötzlich die gesammte Oberfläche des Körpers ergreift, welcher auf diese Weise in kürzester Zeit gewissermaassen aus einander stäubt“. Weiter wies er auf die ausserordentliche Verschiedenheit im Verhalten des Protoplasmas sowohl als der Sarkodetropfen hin, die da, wo sie auftreten, einen zweiten Typus des Zerfliessens repräsentiren. Entweder „zerplatzen die Tropfen meist plötzlich und lösen

sich im umgebenden Wasser, worauf die Auflösung gewöhnlich den übrigen Körper des Infusors entweder theilweise oder gänzlich zerstört“, oder es „quillt plötzlich an der Stelle des zerplatzten Tropfens das Entoplasma mehr oder weniger reichlich hervor, um sich im umgebenden Wasser allmählich aufzulösen; der übrige Rest kann dann gerinnen, oder es „stirbt der Körper, ohne zu zerfliessen, unter Gerinnung ab, und die Tropfen zeigen selbst Gerinnungserscheinungen oder lösen sich auf“. Jedoch vermochte er die Frage, „warum das Plasma sich für gewöhnlich nicht mit dem Wasser mischt und doch so wasserdurchgängig und wasserhaltig ist, sowie im Wasser plötzlich spurlos aufgelöst werden kann“, ebenso wenig zu entscheiden wie die zweite, nicht minder wichtige nach der Ursache des ganz ähnlichen Verhaltens der Sarkodetropfen.

Nunmehr muss ich noch der Ansicht VERWORN's gedenken, welcher in neuerer Zeit theils auf Grund einer Reihe von Untersuchungen über den Einfluss des galvanischen Stroms auf die Protozoen, theils auf Grund anderweitiger Beobachtungen zu der Auffassung kam, dass es sich bei den zum Tode führenden Veränderungen des Protoplasmas um eine histolytische Nekrobiose handle, die er (66, 67, 68) als „körnigen Zerfall des Protoplasmas“ bezeichnet und direct der Zerstörung der Gewebezellen durch Atrophie oder Nekrose (trockener Brand, Coagulation, Colliquation und feuchter Brand) an die Seite stellen zu dürfen glaubt. Die grösste Aehnlichkeit soll dieser „körnige Zerfall“ mit der als reine Degenerationserscheinung in der Pathologie wohl definirten „trüben Schwellung“ besitzen, wie sie zuerst von VIRCHOW (70) als eigenthümliche Form des Zelltodes beschrieben worden war. Diese sog. trübe Schwellung äussert sich in einem Zerfall des Protoplasmas in Kügelchen und Körnchen, die sich als Eiweissmassen, nicht als metamorphotische Producte solcher, etwa Fett oder Schleim, zu erkennen geben. VERWORN fasst seine Ergebnisse, welche er bei Untersuchung des „körnigen Zerfalls“ abgeschnittener Pseudopodien von *Hyalopus* (*Gromia*) *dujardini* M. SCHULTZE und ganz in derselben Weise auch bei *Thalassicolla* und *Actinosphaerium* erhalten hat, folgendermaassen zusammen (68, p. 263): „Das vollkommen homogene und hyaline Protoplasma beginnt in sich eine Flüssigkeit in Form äusserst feiner Vacuolen auszupressen, so dass es eine feinwabige Structur annimmt. In den Wabenwänden sammelt sich das Protoplasma zu klumpigen Anhäufungen, deren Verbindungsbrücken zerreißen. In Folge dessen platzen die „Vacuolen und das Protoplasma der Wabenwände zieht sich zu isolirten Klümpchen und Kügelchen zusammen, die nur noch lose an einander gehalten werden durch eine äusserst feine, schleimartige, dem Inhalt der Vacuolen entstammende Substanz. Das ist die typische Erscheinung des körnigen Zerfalls.“ Ausgehend von seinem schon früher (66) vertretenen Standpunkt, dass die Erscheinungen der Nekrobiose mit den Erscheinungen der Contraction bis in die Einzelheiten hinein übereinstimmen, kommt VERWORN zu der merkwürdigen Ansicht, dass die Vorgänge, welche zum körnigen Zerfall des Protoplasmas führen, „nichts weiter sind als energische Contractionsvorgänge des Protoplasmas, in denen

sich bis in alle Einzelheiten das allgemein aller Contraction und aller Nekrobiose nackter Protoplasmamassen zu Grunde liegende Princip ausspricht, dass nackte Protoplasmamassen, falls nicht von aussen her hindernde Momente einwirken, im Contractionszustande absterben und demgemäss im Grossen wie im Kleinen die Neigung haben, mehr oder weniger vollkommene Kugelform anzunehmen. Der körnige Zerfall ist der Ausdruck einer übermaximalen contractorischen Erregung“ (68, p. 268). Ganz in der oben geschilderten Weise soll auch der Zerfall des Protoplasmas der ciliaten Infusorien, *Spirostomum*, *Paramaecium*, *Opalina* etc. vor sich gehen, mit dem einzigen Unterschied, dass, während bei den hyalinen und homogenen Protoplasmamassen der genannten Rhizopoden, Radiolarien und Heliozoen eine „Wabenstructur erst in der Contractionsphase“ durch Auspressen von Flüssigkeit im Verlauf des nekrobiotischen Processes zu Stande kommt, bei den Infusorien die Vorbedingungen für den Zerfall bereits erfüllt sind: „die Vacuolen sind schon da.“ Es braucht also nur noch „das Protoplasma der Wabenwände sich mehr und mehr klumpig zusammen zu ziehen, dann müssen die Vacuolen platzen, und der Zerfall in einzelne Körnchen muss die Folge sein“. Allerdings gesteht er zu, dass bei den Infusorien der „deutliche Verlauf“ des Zerfalls durch zahlreiche körnige und flüssige Einschlüsse des Protoplasmas „getrübt und verwischt“ werde, sich auch im Gegensatz zu den Sarkodinen, wo diese Vorgänge sich oft erst im Verlauf von Stunden und Tagen entwickeln, hier „ganz rapid“ abspielen.

Ich begnüge mich vorerst, die von VERWORN „beobachteten“ That-sachen und seine Speculationen darüber citirt zu haben. Wenn es in einer etwas ausführlichen Weise geschah, so rechtfertigt dies die principielle Wichtigkeit der Frage. Jedoch möchte ich gleich von vorn herein bemerken, dass die Angaben VERWORN'S, der überall „Contractions-“ und „Expansionsvorgänge“ erblicken zu müssen glaubt, mit Vorsicht aufzufassen sind. Da es ausserhalb des beschränkten Rahmens dieser Arbeit lag, auch Rhizopoden in den Kreis der Untersuchungen hereinzuziehen, kann ich natürlich keine positiven Angaben über diese Formen machen. Ich kann nur dringend darauf aufmerksam machen, dass alle seine Beobachtungen, denen ich eine gewisse Realität nicht abspreche, einer eingehenden Nachuntersuchung bedürfen; denn wir werden sehen, dass auch bei einzelnen unserer Infusorien Tropfen auftreten, welche ganz den Charakter des körnigen Zerfalls bei ihren Veränderungen zeigen, dass aber diese Tropfen nicht aus Protoplasma bestehen, sondern aus einer myelinartigen Substanz, welche erst bei Berührung des Wassers mit dem Protoplasma entsteht. Auch deutet vieles darauf hin, dass die hyalinen Pseudopodien gewisser Rhizopoden, welche während des Vorfliessens von Structur überhaupt nichts erkennen lassen, während eine solche beim Einziehen unter gewissen Bedingungen sichtbar wird, rein stofflich nicht aus eigentlichem Protoplasma bestehen, sondern aus einer Substanz, welche erst bei der Berührung des Wassers mit dem Protoplasma sich bildet. Gerade deshalb scheint es mir geboten, sich vor einer Verallgemeinerung und bedingungslosen Ueber-

tragung der von VERWORN an abgeschnittenen Pseudopodien beobachteten Thatsachen auf die Infusorien zu hüten, bei welchen, wie wir sehen werden, auch nichts von einem körnigen Zerfall des Protoplasmas zu erkennen ist, im Gegentheil die von frühern Beobachtern festgestellten Thatsachen immer noch zu Recht bestehen.

Die lange Reihe lückenlos in einander greifender Uebergangszustände und Zustandsänderungen, welche das normale Leben mit dem definitiven Tode verbindet, von Neuem zu studiren, die einander widersprechenden Ansichten der Forscher richtig zu stellen und wo möglich eine Erklärung für das verschiedene Verhalten des Protoplasmas verschiedener Arten und Individuen derselben Art bei verschiedenen Einwirkungen, wie sie durch eine Reihe erst später zu berücksichtigender Arbeiten über den Einfluss physikalischer und chemischer Agentien auf das Protoplasma festgestellt worden sind, zu geben, war die Aufgabe der folgenden Arbeit. In wie fern mir das gelungen ist, werden die Resultate beweisen.

Bevor wir zu einer detaillirten Schilderung der Zerfliessungerscheinungen übergehen können, müssen wir einige Beobachtungen über die Differenzirung und die feinere Structur des Ektoplasmas von *Paramaecium aurelia* erwähnen, da diese, nur mit den stärksten Systemen (Immers. SEIBERT 2 mm, C.-Occ. 8, 12 u. 18) wahrnehmbaren feinem Verhältnisse sich zum Verständniss der beim Zerfliessen auftretenden Veränderungen als unumgänglich nothwendig erweisen.

## II. Ueber die feinere Structur des Ektoplasmas und die Trichocysten von *Paramaecium aurelia* EHRBG.

In seinem Protozoenwerk (10, p. 1264) hatte BÜTSCHLI, gestützt auf Erfahrungen, die er gemeinsam mit SCHEWIAKOFF gemacht hatte, die Ansicht vertreten, dass die von COHN (17) durch Einwirkung von Alkohol zum ersten Mal vom Plasma isolirte sog. Cuticula von *Paramaecium* dem entspreche, was er bei andern Infusorien als Alveolarschicht bezeichnet hatte. Es war ihm nämlich gelungen, unter der durch ihre charakteristische Oberflächenstructur ausgezeichneten Grenzmembran des Körpers eine dünne, sehr fein radiär gestreifte und nach innen, wie bei *Nassula*, scharf abgegrenzte Alveolarschicht nachzuweisen. Ich kann diese Angaben nach gelegentlich von mir an dem abgehobenen Alveolarsaum gemachten Beobachtungen bestätigen. Es liessen sich hierbei noch einige feinere Details ermitteln, die ich nicht unerwähnt lassen möchte.

Bei genauer Einstellung auf eine möglichst günstige Stelle bietet der etwas gepresste Alveolarsaum auf dem optischen Querschnitt folgendes Bild (Fig. 1). Nach aussen ist er begrenzt von der relativ

dicken, sehr dunkel erscheinenden, structurlosen Pellicula, welche in regelmässigen Abständen abgestutzt kegelförmig nach aussen vorspringende Verdickungen trägt, zwischen welchen die Grenzmembran schwach concav nach innen gebogen ist. Diese papillenartigen Verdickungen sind nichts anderes als die optischen Durchschnitte durch die Eckpunkte je drei zusammenstossender Kanten der hexagonalen Feldchen, welche die charakteristische Oberflächenstructur der Pellicula bedingen, bezw. durch die Kanten selbst. Unter der durch ihre grössere Dicke leicht in die Augen fallenden Pellicula nimmt man, nur durch einen sehr kleinen Zwischenraum getrennt, eine zweite, bedeutend dünnere Lamelle wahr, welche mit der erst erwähnten an ganz bestimmten Stellen durch sehr zarte, radiär zur Oberfläche verlaufende Bälkchen verbunden ist.

Betrachten wir nun eines der hexagonalen Oberflächenfeldchen (Textfig. A, I), so sehen wir jedes derselben von vier grössern, unter sich gleichen Seiten ( $a$ ) und zwei kleinern, unter sich ebenfalls gleichen Seiten ( $b$ ) begrenzt. In jedem Punkt  $x_1$  bis  $x_6$  des Hexagons stossen zwei grössere Kanten  $a$  mit

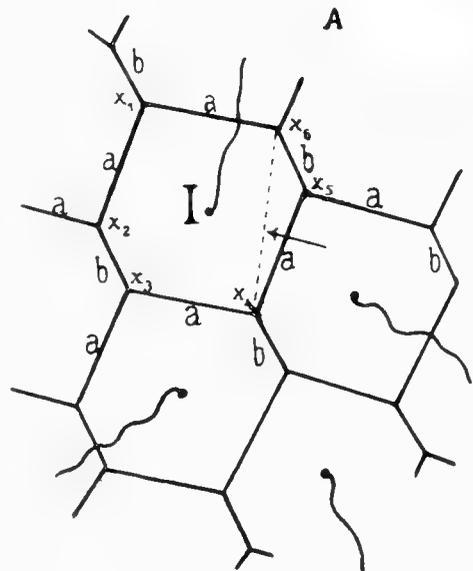


Fig. A. Schematische Darstellung der Oberflächenstructur der Pellicula von *Paramecium*. I Ein Hexagon. In der Mitte die Cilie.  $a$  die grossen,  $b$  die kleinen Seiten der Sechseiter,  $x_1$ — $x_6$  die Eckpunkte je 3 zusammenstossender Seiten.

einer kleinern  $b$  zusammen. Nun findet man auf dem optischen Querschnitt durch die Pellicula, welche jedes Hexagon von den Kanten her zeigt, bei vorsichtigem Heben und Senken des Tubus bezüglich Zahl und Anordnung der oben erwähnten radiären Bälkchen zwei verschiedene Bilder.

1) Einmal entfallen auf ein Oberflächenfeldchen 5 Radiärbälkchen in einer Anordnung, wie sie Textfig. B zeigt: in der Mitte der concav eingekrümmten Fläche eines ( $x_7$ ), rechts davon in geringerm Abstand ein zweites ( $x_6$ ), in grösserm Abstand ein drittes ( $x_1$ ). Ebenso links von der Mitte  $x_5$ , dann  $x_4$ .

2) In dem andern Fall verlaufen innerhalb des Hexagons 7 solche Radiärbälkchen in der Anordnung, wie sie Textfig. C zeigt: wieder eines in der Mitte ( $x_7$ ), rechts davon 3 ( $x_5$ ,  $x_6$ ,  $x_1$ ), ebenso

links ( $x_2, x_3, x_4$ ).  $x_1, x_2$  und  $x_3$  treten erst bei tiefer Einstellung auf.

Man mag noch so viele Pelliculafeldchen untersuchen, man wird stets nur diese beiden Fälle realisirt finden: entweder 5 oder 7 Radiärbälkchen, die zu einem Hexagon gehören und auf der Oberfläche in einer kleinen, papillenartigen Verdickung zu endigen scheinen, vorausgesetzt natürlich, dass die Structur nicht durch mechanische Eingriffe zerstört ist.

Woher kommt das?

Kehren wir wieder zu dem Hexagon I (Textfig. A) zurück. Steht die optische Axe oder der einfallende Lichtstrahl senkrecht zur Geraden  $x_4 x_6$ , so werden wir stets den zweiten Fall verwirklicht finden (Textfig. C): 7 Radiärbälkchen innerhalb jedes Hexagons, von denen 6 von der innern Alveolarlamelle zu den 6 Eckpunkten des pellicularen Sechsseiters verlaufen, während das 7. der in der Mitte jedes Feldchens gelegenen Cilienbasis als Stütze dient. Dasselbe Bild werden wir erhalten, wenn der auffallende Lichtstrahl senkrecht steht zur Geraden  $x_1 x_5, x_1 x_3$  und  $x_2 x_4$ . Es bleiben nunmehr noch die beiden Fälle übrig, dass die optische Axe perpendicularär auf die Seite  $a$  oder  $b$  auftrifft. Steht sie senkrecht auf  $b$  (Textfig. A, I), so erhalten wir das Bild Textfig. B, also nur 5 Radiärbälkchen innerhalb eines Hexagons; denn bei der geringen Flächenausdehnung des Sechsseiters fällt auf dem optischen Querschnitt der Punkt  $x_2$  mit  $x_6, x_3$  mit  $x_5$  zusammen, somit auch die vor der innern Alveolarmembran nach den resp. Punkten der Pellicula hinziehenden Bälkchen. Ohne weitere Auseinandersetzung ist klar, dass derselbe Fall auch bei Betrachtung des Hexagons von der Kante  $a$  aus realisirt ist.



Fig. B. Ein Hexagon der Pellicula (Fig. A, I) im optischen Querschnitt, d. h. von den Kanten her gesehen. Der einfallende Lichtstrahl steht senkrecht auf der kleinen Seite  $b$  (Fig. A, I),  $p$  die Pellicula,  $ia$  die innere Alveolarlamelle,  $x_1, x_6, x_5, x_4$  die zu den entsprechenden Eckpunkten (Fig. A, I) ziehenden radiären Alveolarkanten.

Fig. C. Ebenso wie Fig. B. Der einfallende Lichtstrahl steht senkrecht auf der Verbindungsgeraden  $x_4x_6$ .

Beide Bilder sind also durchaus reell und widersprechen sich keineswegs. Es gilt somit allgemein, dass innerhalb jedes Oberflächen-sechsseiters innere Alveolarmembran und Pellicula durch sieben Al-

veolarkanten verbunden sind, von denen eine zu der in der Mitte des Feldchens entspringenden Cilie verläuft, während die übrigen 6 den Eckpunkten als Stütze dienen. Ich fasse diese 7 Radiärbälkchen als Kanten je dreier zusammenstossender Alveolarlamellen auf.

Einen etwas andern Habitus tragen Bilder, wie man sie an sehr stark gepressten *Paramäcien* erhält (Fig. 7). Nirgends, weder am freien Rande der intacten Oberfläche, noch an den unmittelbar unter dem Deckgläschen flach ausgebreiteten Partien der Pellicula ist etwas von der Oberflächenzeichnung zu erkennen: schwach convex nach aussen gekrümmte Felder, die in flachen, stumpfen Winkeln zusammenstossen, in jeder Vertiefung eine lebhaft flimmernde Cilie, gestützt von einer Alveolarkante, der einzigen noch unterscheidbaren, nirgends mehr eine Spur der papillenartigen Zähnen der Pellicula. Dass jedes zwischen je zwei Cilien stehende Feld nicht einem Hexagon der normalen Pellicula, sondern den angrenzenden, also der rechten und linken Hälfte je zweier benachbarter Feldchen entspricht, ist klar.

Ueber die Befestigungsart der Trichocysten in dem Alveolarsaum ergaben sich gelegentlich einiger Versuche, die ich später besprechen werde, einige interessante Thatsachen, die schon jetzt ihre Erwähnung finden sollen. Bei der Einwirkung gewisser chemischer Reagentien nämlich hob sich der gesammte Alveolarsaum vollständig vom übrigen Plasma, welches in seiner normalen Gestalt erhalten blieb, ab, und zwischen ihm und dem Alveolarsaum entstand ein von Flüssigkeit erfüllter, vollständig in sich abgeschlossener Raum. Hiermit war zugleich eine vollständige Zerstörung des Corticalplasmas verbunden. Nun schwammen aber die Trichocysten nicht etwa, wie man hätte erwarten können, lose in dem pellicularen Flüssigkeitsschlauch umher, sondern sie hoben sich mit dem Alveolarsaum ab, ihre senkrecht zur Oberfläche gerichtete Stellung beibehaltend. Wurde nun mit den genannten stärksten Systemen der Anheftungspunkt einer Trichocyste in der Pellicula untersucht, so zeigte sich ein Verhalten, wie es Fig. 1 wiedergibt. Die Trichocyste sitzt mit dem äussern Ende ihres stäbchenartig verlängerten, mehr oder weniger plump spindelförmigen Körpers in der Pellicula fest, und zwar jeweils rechts und links von der zur Cilienbasis aufsteigenden Alveolarkante, so dass auf jedes Hexagon 2 Trichocysten entfallen. Wenn nun die Trichocysten in Wirklichkeit ihre Befestigung in der Mitte eines Pelliculafeldchens neben der Cilie finden würden, so müsste, in welcher Richtung auch der Querschnitt durch das Hexagon hindurch gelegt würde, die Trichocyste

stets in der Mitte neben der Cilie erscheinen, andererseits müsste auf einem Oberflächenbild neben dem Querschnitt durch die Cilienbasis auch ein solcher durch die Trichocyste vorhanden sein. In der That trifft jedoch keine von beiden Voraussetzungen zu; denn bei genauer Untersuchung einer grössern Anzahl pellicularer Hexagone im optischen Querschnitt begegnet man ab und zu 3 Trichocysten innerhalb eines Hexagons in der Anordnung von Textfig. D, und bei Beobachtung von der Fläche

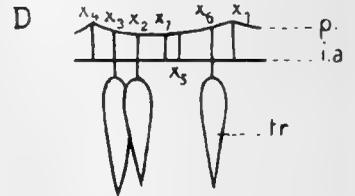


Fig. D. Ebenso wie Fig. C mit Trichocysten (*tr*).

her fällt der Querschnitt der Trichocyste zusammen mit dem hellen Oberflächenbild einer der papillenartigen Verdickungen der Pellicula, und zwar dem Punkt, in welchem je zwei der grossen Kanten des Hexagons mit der dritten kurzen und schräg nach hinten ziehenden zusammenstossen (Textfig. A  $x_2$ ,  $x_4$ ,  $x_6$ ). Es scheinen sich nun diese drei Bilder vollkommen zu widersprechen; wenn man aber bedenkt, dass bei genau mittlerer Einstellung auf die feinen Kanten der Alveolarwaben die nur wenig tiefer oder höher liegenden, relativ sehr umfangreichen Trichocysten bei der geringen Flächenausdehnung eines Hexagons fast in dieselbe Gesichtsebene fallen wie die Radiärkanten der Alveolarwaben, so wird ohne weiteres verständlich, dass die auf dem optischen Querschnitt erhaltenen Bilder durchaus reell sind und sehr wohl mit dem Oberflächenbild übereinstimmen. Nun habe ich oben darauf hingewiesen, dass jede Trichocyste sich nach aussen in ein gleichmässig dickes Stäbchen verlängert, dessen Grösse ungefähr einem  $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{6}$  der gesamten Trichocystenlänge entspricht. Wenn man, ohne Berücksichtigung dieser scharf ausgesprochenen Differenzirung der Trichocyste in ein stielartiges End- und spindelförmiges Hauptstück, das Ektoplasma eines lebenden oder fixirten Thieres mit starker Vergrösserung betrachtet, so macht es ganz den Eindruck, als ob unter jener äussern Hülle, die wir als Alveolarsaum erkannt haben, erst der eigentliche Alveolarsaum von relativer Dicke folge, dem sich nach innen zu die ebenfalls senkrecht zur Oberfläche gestrichelte Trichocystenschicht anschliesse. Dies ist jedoch ein Irrthum. Wie sich aus dem soeben besprochenen Bau der Trichocysten und ihrer Befestigung in der Pellicula ergibt, sind jene Stäbchen, welche man für die radiären Querbalkchen des Alveolarsaums halten könnte, nichts anderes als die in regelmässiger Flucht neben einander gereihten stielartigen Endstücke der Trichocysten.

Da ich bei jedem Versuch Gelegenheit hatte, explodirte Tricho-

cysten zu beobachten, schenkte ich auch dem winklig sehr scharf geknickten kleinen Anhang am peripheren Ende ausgeschnellter Trichocystenfäden einige Aufmerksamkeit. Schon ALLMAN (1) hatte ihn an ausgeworfenen Trichocystenfäden von *Frontonia* beschrieben, auch SCHEWIAKOFF beobachtete ihn bei dieser Form; beide hatten dieses Gebilde als eine Umknickung des Fadens beurtheilt im Gegensatz zu MAUPAS (44), welcher am peripheren Ende des ausgeschnellten Fadens einen unregelmässigen, beutelförmigen Anhang beschreibt. Ich habe, im Gegensatz zu MAUPAS, diesen Anhang stets nur als scharf winklig geknicktes, stäbchenartiges Gebilde gesehen von gleicher Lichtbrechung und Dicke wie der Trichocystenfaden, halte es jedoch, im Gegensatz zu den frühern Beobachtern, für das stielartige Endstück, mit welchem die Trichocyste in der Pellicula befestigt ist. Beide Gebilde stimmen auch vollkommen in ihrer Länge überein. VERWORN'S Ansicht, dass die Trichocysten erstarrte Fäden einer ausgepressten Flüssigkeit seien, halte ich, abgesehen von andern Schwierigkeiten, für sehr unwahrscheinlich, weil sie keine Erklärung für diesen Anhang zu geben vermag.

### III. Versuche über die Wirkung von Druck.

#### A. *Paramecium aurelia* EHRBG.

Alle Untersuchungen wurden, falls nicht ausdrücklich anders bemerkt ist, mit homog. Immers. SEIBERT, 2 mm, C.-Occ. 8, 12 und 18 gemacht.

Wird auf das Infusor durch Anpressen des mit Wachsfüsschen gestützten Deckgläschens ein Druck ausgeübt, so stark, dass das Thier eben fest liegt, hierauf, um die Wasserverdunstung zu verhindern, das Deckgläschen mit einem gut angeschmolzenen Paraffinrand umgeben, so nimmt der ungefähr cylindrische, am Vorderende breit abgerundete, nach hinten sich verjüngende Körper zunächst nur eine der Stärke des wirkenden Druckes entsprechende, mehr oder minder abgeflachte Gestalt an, die am meisten einer Ellipse mit doppelt so grosser Längs- als Queraxe gleicht. Die Aushöhlung des linksseitig abgeschrägten Peristomfeldes ist verschwunden, seine ursprüngliche Grenze gegen die benachbarten Theile nur noch markirt durch die Reihe stärker entwickelter Cilien, welche längs seines stärker vorspringenden rechten Randes vom Vorderende zum Schlund ziehen. Die Lebhaftigkeit der Cilienbewegung ist, soweit man das überhaupt beurtheilen kann, nicht gestört, wenigstens ist keine Verlangsamung oder ein unregelmässiges

Schlagen einzelner Cilien oder grösserer Partien derselben zu bemerken. Es dürfte wohl eher eine Beschleunigung eingetreten sein, da der Druck, so lange durch ihn keine Veränderungen des Protoplasmas hervorgebracht werden, nur als Reiz zur Befreiung aus der unbequemen Lage wirken kann. Die circuläre Strömung des Entoplasmas ist nicht gestört. Die ersten Unregelmässigkeiten, welche auf einen veränderten Zustand schliessen lassen, zeigen die contractilen Vacuolen. Die Zeit zwischen je zwei Entleerungen, welche nach zahlreichen Zählungen am normalen Thier bei Zimmertemperatur ( $15^{\circ}$  R) 9—10 Secunden nicht übersteigt, wächst allmählich auf 15, 20, 30 und noch mehr Secunden, es können sogar 1 Minute und mehr — 83 Secunden waren das beobachtete Maximum — verstreichen, bis wieder eine Entleerung der inzwischen angesammelten Flüssigkeit eintritt. Mit dieser Verlangsamung der Vacuolenfrequenz ist stets eine Vergrösserung des diastolischen Volums verbunden, worauf schon SCHWALBE (62) aufmerksam macht und was, wie wir sehen werden, eine Reihe Forscher bei Einwirkung zahlreicher chemischer Reagentien nachwiesen.

SCHWALBE hat bei *Paramaecium aurelia*, das er einem langsam wechselnden Druck dadurch aussetzte, dass er das Wasser unter dem Deckgläschen allmählich verdunsten liess, die individuell sich recht verschieden gestaltenden Veränderungen der contractilen Vacuolen vor dem Zerfliessen gut beobachtet. Es können sich (p. 363) aus einem Theil der zuführenden Canäle secundäre contractile, jedoch kleinere Vacuolen hervorbilden, es treten Inconstanzen in der relativen Frequenz der beiden normalen Vacuolen auf, schliesslich werden auch die Contractionen unvollständig, d. h. es wird nicht mehr das ganze Flüssigkeitsquantum ausgetrieben, und endlich erlischt jede Thätigkeit, bei der einen Vacuole früher, bei der andern später.

Ich kann dieser Schilderung nach meinen zahlreichen Beobachtungen noch hinzufügen, dass nicht allzu selten jeder der 8—10 zuführenden Canäle zu einer selbständigen Vacuole werden kann, die ebenfalls ausgesprochene Tropfengestalt annahm und langsam zu solcher Grösse heranwuchs, dass sie das Volum der primären contractilen Vacuole erreichte oder sogar übertraf. Schliesslich riss die dünne Plasmawand, welche je zwei der secundären Vacuolen trennte, durch, und nun flossen entweder alle oder doch einige von ihnen zu einem grossen, oft unregelmässig gelappten Tropfen zusammen, der sich hierauf mit der primären, bedeutend kleinern contractilen Vacuole zu einem grossen Tropfen vereinigte. Letzterer entleerte sich hierauf nach aussen oder blieb bis zum Zerfliessen des Thiers erhalten. In einzelnen Fällen konnte sogar jeder der radiären Canäle in eine

grössere Anzahl (2—5) gegen sein distales Ende successive kleiner werdender, hinter einander gereihter Vacuolen zerfallen, oder, besser gesagt, es konnten sich einzelne Bildungsvacuolen, durch deren Zusammenfluss der zuführende Canal wahrscheinlich entsteht, in Folge eingetretener Plasmaveränderungen selbständig erhalten, wenigstens eine Zeit lang; denn gewöhnlich flossen alle wieder zu einem canalartigen Flüssigkeitsfaden zusammen, der sich mit den übrigen Radiär-canälen zur Bildung der contractilen Vacuolen vereinigte. Stets documentirten sich alle secundären contractilen Vacuolen, die ich bei *Paramaecium* sich niemals selbständig entleeren sah, in ihren mannigfachen Gestaltungen als abgesprengte Theile des primären contractilen Systems dadurch, dass ihr Inhalt auf dem gewöhnlichen Wege durch den Excretionsporus nach aussen befördert wurde. Alle diese Differenzirungen am System der contractilen Vacuolen gelangten jedoch nur an Individuen zur Beobachtung, welche sich durch soeben aufgetretene Veränderungen im Ektoplasma als hochgradig pathologisch afficirt erwiesen.

Der eben noch regelmässige Contour der Oberfläche verschwindet an einzelnen Stellen, indem sich kleine Hervorwölbungen bilden, die rasch an Volum zunehmen (Fig. 2 u. 3a). In ihrer ersten Anlage sind sie nur schwach convex nach aussen gekrümmt; ihre Basis ist im Vergleich zu ihrer Erhebung relativ gross (Fig. 2, 3a u. 8). Ihr Inhalt ist vollkommen homogen und wasserklar; im Gegensatz zu den Beobachtungen DUJARDIN'S und FABRE-DOMERGUE'S sind sie von einer einfach contourirten, sehr deutlichen und dunklen, allerdings dünnen Membran begrenzt. Die der Pellicula aufsitzenden, in stetiger, lebhafter Bewegung begriffenen Cilien sind an der Basis der hyalinen Erhebungen nach allen Seiten aus einander gedrängt, so dass man sich bei oberflächlicher Betrachtung des Eindrucks nicht erwehren kann, dass es sich um durch die Pellicula hindurch gepresste Tropfen handle. Wäre dies thatsächlich der Fall, so wäre das, wie noch gezeigt wird, flüssige Oberflächenhäutchen wohl nichts anderes als eine veränderte Randschicht des Tropfeninhalts, eine Art Niederschlagsmembran. Dass dies jedoch nicht der Fall ist, wird gezeigt werden.

Je mehr diese bläschenartigen Erhebungen an Volum zunehmen, desto besser documentiren sie sich als Tropfen, angefüllt mit einer dünnflüssigen Substanz, indem sie an der Oberfläche des Infusorienkörpers adhären, wie Flüssigkeitstropfen an einer festen Unterlage. Ebenso ist die Flüssigkeit ihres Oberflächenhäutchens eine nothwendige Consequenz ihrer Gestalt. Untersucht man nun den Rand des Thiers

in seiner ganzen Ausdehnung näher, so trifft man überall, nur von kleinen, intacten Pelliculastreifen unterbrochen, solche DUJARDIN'sche Sarkodetropfen in den verschiedensten Stadien ihrer Bildung, von den kleinsten in der ersten Anlage bis zu recht grossen, und unter ihnen stets in grosser Anzahl solche, welche merkwürdiger Weise auf ihrer Oberfläche entweder nur vereinzelt lebhaft flimmernde Cilien tragen oder förmlich mit ihnen übersät sind. Im Uebrigen gleichen letztere durchaus jenen, welche von Cilienbedeckung nichts erkennen lassen. Man kann sich auch leicht vergewissern, dass die Flimmerhaare mit ihrem basalen Ende direct der Oberfläche des Tropfens aufsitzen, nicht etwa mit ihrem Fussende in der Flüssigkeit des Tropfens suspendirt sind. Jedoch sitzen sie nicht fest, sondern wandern, lebhaft schlagend, unter Beibehaltung ihrer gewöhnlichen Bewegungsrichtung auf der Oberfläche des Tropfens hin und her, oft büschlig zusammentretend, dann wieder aus einander gehend.

Ich muss dies besonders betonen, weil FABRE-DOMERGUE, welcher ebenfalls solch cilientragende Tropfen an *Paramaecium* beobachtet und ihre Bewegung gesehen hat, behauptet, dass die Cilien ihre gegenseitigen Lagebeziehungen beibehalten (28, p. 58). Er verwertet diese Thatsache als Beweis für die lebendige Natur seines Paraplasmas (Enchylemas), obgleich er ebenso, wie schon früher COHN (18) bei *Gonostomum pediculiiforme* COHN, speciell beobachtete und ich es für viele Infusorien gleichfalls bestätigen kann, dass auch vollständig isolirte Cilien noch einige Zeit schlagen. Meiner Ansicht nach geht daraus nicht mehr hervor, als dass die Bewegung der Cilien eine autonome ist, d. h. die bewegenden Kräfte in ihnen selbst ihren Sitz haben, nicht im Plasma; womit jedoch nicht geleugnet werden soll, dass ihre Thätigkeit unter dem Einfluss innerer Erregungen steht.

Verfolgt man nun das gegenseitige Verhalten benachbarter Sarkodetropfen näher, so bemerkt man, dass sie auch mit einander zu einem Tropfen verschmelzen können. In den meisten Fällen tritt eine Vereinigung zweier Tropfen erst ein, wenn sie einander sehr nahe gerückt sind oder sich mit ihren basalen Zonen berühren; jedoch erfolgt der Zusammenfluss nicht etwa an jeder beliebigen Berührungsstelle, sondern stets an der Basis der Tropfen, und stets tritt das flüssige Oberflächenhäutchen beider in die Begrenzung des neuen Tropfens ein; wie noch gezeigt werden soll, ein wichtiges Merkmal für die Erkenntniss ihrer wahren Natur. Ueberraschend ist zu beobachten, wie ein Tropfen, der von einem andern durch einen grossen Pelliculastreifen getrennt ist, auf letztern entweder langsam zuwandert oder auch plötzlich auf ihn losstürzt und mit ihm zusammenfliesst. Ge-

wöhnlich findet hierbei auch eine kurze, zuckende Bewegung des still hängenden Tropfens gegen den wandernden statt, wenn sie sich auf eine gewisse Entfernung genähert haben. Wenn der wandernde Tropfen oder auch beide auf ihrer Oberfläche Cilien tragen, könnte man versucht sein, diese bestimmt gerichtete Bewegung auf Cilienwirkung zurückzuführen; aber ebenso oft und genau in derselben Weise kann man diese Bewegung an unbewimperten Tropfen beobachten. Bei genauerer Untersuchung der Art und Weise der Annäherung und des Ineinanderfliessens der Tropfen ergibt sich, dass sie unter Beibehaltung ihrer kugligen Gestalt einfach längs der Pellicula hingleiten oder -fliessen, ohne zu rollen. Dass hierbei in der That keine Rotation stattfindet, kann man an bewimperten Tropfen sehr schön sehen; denn wenn dies der Fall wäre, müssten sich die Cilien des Tropfens *a* (Fig. 3a u. flgd.) bei seiner Annäherung an *b* in der Richtung der fortschreitenden Bewegung dem zwischenliegenden Pelliculastreifen *p* immer mehr nähern. Sie zeigen jedoch eine Bewegung in gerade entgegengesetzter Richtung, scheinen sich also von ihm zu entfernen. Und in der That ist diese Bewegung nur eine scheinbare; denn nur der flüssige Inhalt des Tropfens wandert, nicht seine Oberflächenmembran. Sie bleibt genau an ihrer Stelle liegen, und je mehr sich *a* dem Tropfen *b* nähert, desto flacher wird *a*, dafür um so länger, und wenn der Pelliculastreifen *p*, den *a* durchlaufen musste, um nach *b* zu gelangen, gross genug war, erscheint der ursprüngliche Tropfen *a* im Moment der Vereinigung mit *b* nur als ein spaltartiger Flüssigkeitsraum (Fig. 3c) zwischen der Oberfläche des Körpers und seiner Membran. Im Augenblick der Berührung verliert auch der Tropfen *b* seine Kugelgestalt, und beide fliessen zu einem nunmehr nur schwach convex gewölbten, flach ausgebreiteten Tropfen *a + b* (Fig. 3c u. d) zusammen, der dafür eine um so grössere Basis besitzt, die sich vom äussersten linken Rand von *b* bis zum äussersten rechten Rand von *a* erstreckt und die vorher zwischen beiden Tropfen gelegene Strecke *p* in sich aufgenommen hat. Die nahe liegende und durch andere Momente bereits sehr wahrscheinlich gemachte Vermuthung, dass das Oberflächenhäutchen der Sarkodetropfen nichts anderes ist als die Pellicula, die Sarkodetropfen somit nur interalveolare Flüssigkeitsansammlungen sind, bestätigt sich in der That, wenn wir jetzt das Verhalten der Pellicula bei der Entstehung eines Interalveolartropfens, wie wir die Sarkodetropfen nunmehr bezeichnen wollen, verfolgen.

Gepresste Paramäcien eignen sich für diese feinem Untersuchungen, namentlich für den Anfang, nicht besonders, da hierzu die stärksten Vergrößerungen und genaue optische Querschnitte nothwendig sind, die man jedoch nie recht gut erhält, weil in Folge innerer Strömungen das Protoplasma ständig auf und ab wogt und man deshalb sehr leicht durch hohe und tiefe Bilder der complicirten Oberflächenstructur und Diffractionssäume getäuscht werden kann. Weiterhin wirkt auch die stete Bewegung der relativ langen Cilien störend. Jedoch hebe ich ausdrücklich hervor, dass es mir später gelang, durch genügend starke Pressung dieselben Resultate zu erhalten. Mit der erforderlichen Genauigkeit konnten dagegen diese Verhältnisse an Paramäcien studirt werden, die, wie wir noch sehen werden, unter ganz denselben Erscheinungen bei Behandlung mit geeigneten Concentrationen quellender chemischer Mittel zu Grunde gingen. Andere Infusorien bestätigten dasselbe. Um die einheitliche Darstellung nicht zu stören, greife ich vor und theile die erst später erhaltenen Resultate, soweit nöthig, an dieser Stelle mit. — Da man durch nichts eine Garantie dafür hat, ob an der Pelliculastelle, die man sich gerade zur Beobachtung ausgesucht hat, wirklich ein Inter-alveolartropfen auftreten wird, so ist man allerdings auf blindes Herumprobiren angewiesen; aber schliesslich findet man doch eine Stelle, an der sich alles genau verfolgen lässt und sich dann folgendermaassen darstellt (Fig. 4). Der Raum zwischen äusserer und innerer Alveolarlamelle wird höher, die radiären Alveolarkanten ziehen sich in die Länge, werden undeutlicher und schliesslich sind sie verschwunden, ohne dass man durch Beobachtung mit Bestimmtheit hätte feststellen können, ob sie einfach durchgerissen oder verquollen und gelöst worden sind. Diese durch Flüssigkeitsaufnahme bedingte Veränderung erstreckt sich Anfangs über 6—8 Pelliculafeldchen. Die seitlich angrenzenden Partien zeigen nur in so fern eine Veränderung, als in Folge des jetzt nach aussen gerichteten Zuges die unmittelbar anstossenden radiären Kanten der Alveolarwaben ebenfalls gedehnt sind, mehr oder weniger stark, je nach ihrer Entfernung von der Flüssigkeitsansammlung. Letztere nimmt sehr rasch zu, und die Zerstörung der Structur des Alveolarsaums greift immer weiter nach beiden Seiten hin um sich, oft ganz plötzlich über grössere Strecken hinschreitend. Dass im Augenblick des Auftretens der Flüssigkeit innerhalb des Alveolarsaums die papillenartigen Verdickungen der Pellicula (Alveolarkanten) und damit jede Oberflächenstructur schwinden, beruht jeden Falls auf einer Veränderung der Pellicula, einer Verflüssigung durch Druck, die wahrscheinlich erst die

Diffusion des Wassers ermöglicht. Die Cilien werden bei der Druckwirkung zum Theil abgeworfen, zum Theil verbleiben sie auf der zähflüssigen Pellicula, die Trichocysten dagegen behalten, sofern sie nicht schon vorher ausgeworfen wurden, ihre Lage im Corticalplasma bei. Die Zerstörung der Alveolarschicht breitet sich nun nicht einfach von einem solchen Verflüssigungscentrum über die ganze Oberfläche des Infusors aus, sondern bleibt aus mir unbekannt gebliebenen Gründen auf einen grössern oder kleinern Bezirk beschränkt, tritt dagegen an andern Stellen selbständig auf, um neuen Tropfen den Ursprung zu geben. Wenn man nun Bilder, wie eines in Fig. 5 von einem schwach gepressten *Paramaecium* wiedergegeben ist, betrachtet, so könnte man die strengsten Zweifel an der Realität der soeben geschilderten Beobachtungen für berechtigt erachten; denn es sieht aus, als ob die Pellicula thatsächlich an der Basis des Tropfens vollständig intact und nicht, wie wir behaupten, verflüssigt und in die Begrenzung des Tropfens eingegangen wäre. Ist man nicht schon durch die Entstehung der Tropfen und die früher geschilderten Thatsachen von der interalveolaren Natur der Tropfen überzeugt, so wird man über die vorliegenden Verhältnisse nie ins Klare kommen, wenn man nicht sowohl Bilder von Paramäcien, welche mit oben genannten Chemikalien behandelt wurden, andrerseits solche von stark gepressten Infusorien zum Vergleich heranzieht. Erstere liefern uns seitliche Ansichten und Oberflächenbilder von Tropfen, welche letztere man an gepressten Thieren nie zu beobachten Gelegenheit hat, die aber für die Beurtheilung des Gesamthabitus von grösster Wichtigkeit sind. Als Bild der Ansatzcurve des Tropfens erhalten wir bei Oberflächenansicht (Fig. 6) stets einen Kreis mit mehr oder weniger grossem Radius, der von einer dunklen, mit kleinen, nach aussen gerichteten Zähnen besetzten Linie begrenzt ist. Die ausserhalb des Kreises gelegene Fläche lässt deutlich die Oberflächenstructur der Pellicula erkennen, die vom Kreis eingeschlossene zeigt nichts davon. Das Bild ist klar: die Kreisfläche ist nur noch bedeckt von der innern Alveolarlamelle, die äussere ist in die Begrenzung des Tropfens eingegangen. Jetzt bereiten auch Bilder, wie eines in Fig. 5 wiedergegeben ist, dem Verständniss keinerlei Schwierigkeiten mehr. Was dort als optischer Durchschnitt der Grundfläche des Tropfens erscheint und durch die papillenartigen Fortsätze sich als Pellicula documentirt, ist der Umfang des basalen Grundkreises, also die Uebergangsstelle der intacten, mit der innern Alveolarlamelle durch die radiären Querkanten noch verbundenen Pellicula in ihre bereits verflüssigte und in die äussere Be-

grenzung des Tropfens eingetretene Partie. Ganz besonders deutlich ist an stark gepressten Paramäcien (Fig. 7) der Uebergang der Pellicula in das Oberflächenhäutchen des Tropfens, und sehr schön lässt sich an solchen Präparaten das Verhalten des Alveolarsaums bei der Ausbreitung der interalveolaren Flüssigkeit verfolgen. Man wird mir vielleicht vorhalten, dass alle diese Thatsachen einfach durch verschieden hohe und tiefe Einstellung des Objectivs müssen festgestellt werden können. Bei einer Einstellung, die beliebige Stellen der Grundfläche des Tropfens trifft, wird die Pellicula verschwinden, und man wird Bilder wie Fig. 7 erhalten und wie sie stark gepresste Paramäcien in Wirklichkeit auch liefern, während sie an schwach gepressten Exemplaren nur an gewissen Tropfen zu finden sind. Ich sagte „gewissen“; denn es bedarf wohl keiner weitem Auseinandersetzung, dass Tropfen, welche unterhalb des Wölbungsmaximums *W*

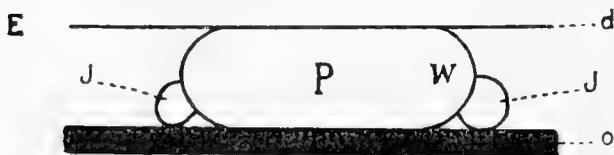


Fig. E. Ein *Paramaecium* gepresst. Querschnitt. *P* das *Paramaecium*, *d* Deckglas, *J* Interalveolartropfen unterhalb des Wölbungsmittelpunkts und des freien Seitenrandes, *o* Objectträger.

der Oberfläche liegen (Textfig. E) und sich nicht über dasselbe hinaus gegen das Deckgläschen *d* zu ausdehnen, rein optischer Schwierigkeiten halber diese Bilder nicht liefern können. Solche Tropfen werden stets zur Beobachtung gelangen, aber ohne Berücksichtigung der soeben in Erwähnung gebrachten Lageverhältnisse nur zu Irrthümern führen.

Im weitem Verhalten der Tropfen ergeben sich im Wesentlichen zwei Modificationen: entweder können sie in Zusammenhang mit dem Körper bleiben, oder sie lösen sich los, was von allen frühern Beobachtern schon festgestellt ist, und flottiren frei im umgebenden Medium umher, bis sie ausserhalb des Strömungsbereichs der von der Flimmerbewegung hervorgebrachten Wirbel zur Ruhe kommen.

Maassgebend dafür, ob die Tropfen ihren Zusammenhang mit dem Körper bewahren oder sich loslösen, sind zwei Momente: einmal die Energie der Cilienbewegung und weiterhin, ob das durch den Druck horizontal sich ausbreitende innere Protoplasma die innere Alveolarlamelle gesprengt oder die letztere sich gelöst hat und das Protoplasma deshalb in den Tropfen eingetreten ist. Beide Factoren haben zur Folge, dass nur relativ kleine und gewöhnlich vollkommen homo-

gene und hyaline Tropfen sich ablösen, da protoplasmahaltige dies nicht mehr thun.

### 1. Die am Körper verbleibenden Tropfen.

Die vorhin namhaft gemachten Veränderungen am Alveolarsaum können natürlich nicht ohne Einfluss auf die der innern Alveolar-membran untergelagerten Protoplasmaschichten geblieben sein. Abgesehen davon, dass mit dem Ausschleudern der Trichocysten stets eine Zerstörung der Structur des Corticalplasmas erfolgt, welche jedoch, falls die Thiere wieder in ihre normalen Lebensbedingungen versetzt werden, eine Regeneration erfahren kann, so können doch, wenn auch die Trichocysten im Körper verblieben waren, die Interalveolartropfen nicht ohne Wirkung auf den Protoplasmaleib bleiben, welcher ausserdem noch dem Deckglasdruck ausgesetzt ist. Wenn sich auch die innere Alveolarlamelle als undurchlässiger für Wasser erweist, wenigstens eine Diffusion desselben nicht in dem Maasse zulässt wie die Pellicula, so fängt sie doch allmählich an, sich zu verändern, damit auch wasserdurchgängiger zu werden und sich schliesslich aufzulösen. Dieser Umstand bewirkt, dass, falls sie nicht schon vorher unter dem von innen wirkenden Druck des horizontal sich ausbreitenden Protoplasmas durchgerissen und letzteres in den Tropfen eingetreten ist, das Protoplasma nun doch in directe Berührung mit der Tropfenflüssigkeit gelangt und unter der Einwirkung des Wassers alsbald aufzuquellen beginnt. Mag schliesslich die innere Alveolarlamelle durch Auflösung oder Rissbildung zu Grunde gehen, stets bedeutet die Stelle, an welcher sich die Pellicula verflüssigt und interalveolar sich Flüssigkeit angesammelt hat, für die Oberfläche des Infusors einen Ort verminderten Widerstands; deshalb wird das central mit dem grössten Oberdruck belastete Plasma nach diesem Ort hin vorströmen. Dies äussert sich an unserm Object in einer schwach convexen Vorwölbung der innern Alveolarmembran und einer Stellungsveränderung der Trichocysten (Fig. 3a—d). Letztere hatten, wie bemerkt, bei Verflüssigung der Pellicula die Anfangs beschriebene Befestigung in der Pellicula aufgegeben, Anfangs jedoch ihre senkrechte Orientirung zur Oberfläche beibehalten und sich nicht aus dem Verband des Corticalplasmas losgelöst. Nunmehr beginnen sie sich (Fig. 3b) von beiden Seiten her immer mehr gegen den Wölbungsmittelpunkt der innern Alveolarmembran hin zu neigen, um welchen schliesslich alle im Verflüssigungsbereich liegenden Trichocysten strahlenartig angeordnet sind. Gleichzeitig tritt im Cortical- und peripheren Entoplasma eine Zerstörung

der Structur unter Auflösung des Plasmas ein, denn man findet zuletzt allenthalben die dem plasmatischen Gerüstwerk vorher ruhig eingelagerten Granula, die nur an den localen Strömungen des Protoplasmas Theil nahmen, dagegen von Eigenbewegungen nichts erkennen liessen, in mehr oder weniger lebhafter BROWN'scher Bewegung. Mit dem Schwinden der innern Alveolarlamelle ergiesst sich die structurlos erscheinende, leicht flüssige Masse in den Tropfen. Die durch Auflösung der Gerüstsubstanz frei gewordenen, stark lichtbrechenden Granula tanzen lebhaft in dem Tropfen umher.

Genauerer lässt sich bei der Feinheit der Protoplasmastructur von *Paramaecium* nicht ermitteln. Dagegen werden wir in *Bursaria* und andern Infusorien noch sehr günstige Objecte kennen lernen, bei welchen hier unerkant gebliebene Vorgänge sich sehr schön und klar verfolgen lassen.

Wie weit in der Bewegung dieser Körnchen reine Molecularbewegung vorliegt, ist natürlich schwer zu entscheiden. Denn es ist klar, dass die lebhaften, durch die Cilien ausserhalb des Tropfens im umgebenden Medium hervorgebrachten Wirbelströmungen nicht ohne Einfluss auf den Gleichgewichtszustand der Tropfenflüssigkeit sind. So sehen wir denn sehr oft die in letzterer suspendirten Körnchen ebenfalls in Wirbelbahnen längs der Wand des Tropfens hingleiten. Dass jedoch in allen den Fällen, in welchen die Körnchen ausserhalb des Strömungsbereichs der umgebenden Flüssigkeit stehen, richtige BROWN'sche Bewegung vorliegt, ist keine Frage. Sie bewegen sich immer fort, unregelmässige Zickzacklinien beschreibend, hin und her, um eine nie erreichte Mittellage schwingend, ohne dass man eine sichtbare Ursache für ihre Bewegung wahrnehmen könnte. Bei Färbung mit Eosin lässt sich nachweisen, dass alle die genannten Körnchen identisch sind mit jenen, welche BÜTSCHLI (11) bei *Paramaecium* den Knotenpunkten der Plasmawabenkanten eingelagert gefunden hatte. In andern Tropfen findet man neben wenigen umhertreibenden Granula einige nicht ausgeschnellte Trichocysten in der Flüssigkeit umhertanzend. Letztere können auch jetzt noch ihre Fäden in einzelnen Fällen auswerfen und die Wand des Tropfens durchbohren, ohne ein Auslaufen der Flüssigkeit an der betreffenden Stelle zu verursachen. War der Anfangsdruck gerade so gross, dass allmählich eine Lösung der innern Alveolarlamelle und des Corticalplasmas eintrat, aber kein Entoplasma in den Tropfen hineinfluss, so tragen die Inter-alveolartropfen stets den soeben beschriebenen Charakter. Das seiner corticalen Schicht beraubte Entoplasma löst sich, wie wir noch sehen werden,

nicht auf, sondern bleibt in seiner Gestalt erhalten und geht durch Gerinnung zu Grunde. War jedoch in Folge einer allmählichen Steigerung des Druckes auch Entoplasma in den Tropfen eingetreten, so erfährt dasselbe, wie wir finden werden, eine theilweise Auflösung, und die Art des Zerfalls der Tropfen wird dadurch etwas modificirt.

Nachdem die Tropfen eine gewisse Grösse erreicht haben, deren absolutes Maximum recht verschieden ist, hört das Wachsthum auf, es tritt ein Stillstand ein, bis sie endlich zu Grunde gehen. Die Art und Weise, wie die Tropfen ihren Untergang finden, ist verschieden, entsprechend der verschiedenen Natur ihres Inhalts.

Einmal, und das ist das gewöhnliche Verhalten, zerplatzen sie einfach wie Seifenblasen. An irgend einer Stelle, gewöhnlich dem distalen Pol des Tropfens, reisst das Oberflächenhäutchen durch und fliesst von hier aus gewissermaassen an sich selbst nach beiden Seiten gegen die Basis des Tropfens zu ab, wo man es als eine Anhäufung kleiner bis kleinster Tröpfchen, die oft zu einem unförmlichen Klümpchen verbacken erscheinen, wiederfindet. Ob diese Trümmer nachträglich noch eine vollständige Auflösung erfahren, konnte ich nicht feststellen. Jeden Falls sind sie nach einiger Zeit verschwunden. Der flüssige Inhalt des Tropfens vermischt sich mit dem umgebenden Medium, die darin suspendirten Körnchen zerstreuen sich in Molecularbewegung. Waren ausgeschnellte Trichocysten dem Tropfen eingelagert, so zeigen sich dieselben nach dem Platzen der Pellicula längs ihrer ganzen Ausdehnung von feinen Tröpfchen bedeckt. Ich halte es für wahrscheinlich, dass sie ebenfalls nichts anderes sind als Theile des Oberflächenhäutchens, welches längs des Trichocystenfadens herabgeflossen war und nun in Form kleinster Tröpfchen an diesem adhärirte. Auf diese Weise gingen alle jene Tropfen zu Grunde, welche schon bald nach ihrer Bildung zerstört wurden, einerlei, ob sie reine interalveolare Ansammlungen oder ob Körnchen, gelöstes Cortical- und Entoplasma in sie eingetreten waren.

Alle Tropfen dagegen, welche sich länger hielten, erfuhren durch einen gerinnungsartigen Vorgang weitere Veränderungen. Sie enthielten stets mehr oder minder grosse Schollen ausgeflossenen Entoplasmas. Letzteres nimmt, sobald es in den Tropfen eingetreten ist (Fig. 5), einen mehr emulsionsartigen Charakter an, wird durch und durch vacuolär; einzelne dieser Flüssigkeitsvacuolen sind sehr klein und werden kaum grösser, andere fallen durch ihr Volum und ihre riesige Grössenzunahme auf. Dazwischen finden sich alle Uebergänge. Auch lösen sich einzelne dieser Vacuolen peripher aus dem Verband

mit dem Entoplasma los und treiben einige Zeit in dem Tropfen umher, bis sie verschwinden. An der Peripherie einer solchen Plasmascrolle beginnt mit dem Auftreten der Vacuolen, die ich für angeschwollene Wabenräume halte, auch der Unterschied im Lichtbrechungsvermögen zwischen Gerüstsubstanz der Waben und Enchylema einerseits und der Tropfenflüssigkeit andererseits sich immer mehr zu verkleinern; an der Peripherie lösen sich fortwährend die eingelagerten Granula los, die in Molecularbewegung umhertreiben, und wenn die vorgetretene Plasmamasse nicht allzu gross war, schwindet schliesslich jeder optische Unterschied zwischen Entoplasma und der Flüssigkeit des Tropfens; ersteres hat sich aufgelöst. War dagegen der Plasmaklumpen etwa so gross, dass er nahezu den Tropfen erfüllte, so macht zwar die gesammte Masse die anfänglichen Veränderungen mit, jedoch gehen die centralen Partien alsbald unter Gerinnung zu Grunde, während nur die peripheren aufgelöst werden. Der Flüssigkeitsgrad der so erhaltenen Lösung ist je nach der Menge des gelösten Plasmas ein verschiedener. Man kann sich davon leicht überzeugen, wenn man einen Tropfen durch Druck auf das Deckglas zum Platzen bringt. War die gelöste Protoplasmamenge gering, was sich auch schon in der nahezu völligen Farblosigkeit ausspricht, so findet eine sofortige Vermischung des Tropfeninhalts mit dem umgebenden Medium statt, ein Zeichen für die Dünflüssigkeit der Lösung. Criterium dafür ist die sofortige Zerstreuung der ausgetretenen eosinophilen Körnchen. War die gelöste Protoplasmamenge grösser, was sich auch in der mehr grauen Färbung des Inhalts ausspricht, so treten nach dem Platzen des Tropfens zwar einige peripher gelegene Körnchen ins umgebende Medium hinaus, der grösste Theil derselben springt jedoch bei Aufhören des Drucks in seine frühere Lage zurück und bildet wieder einen dem ursprünglichen Tropfen nahezu gleich grossen Complex, über dessen Grenzen hinaus die Körnchen sich nicht entfernen. Erst allmählich tritt unter zunehmender Wasseraufnahme der Lösung und gleichzeitigem Ausfallen eines vorher gelösten Stoffes in Form eines feinen körnigen Gerinnsels eine Erweiterung des Schwingungsbereichs der Körnchen ein, und die vorher vorhandene Elasticität der ausgeflossenen Masse ist verschwunden. Die Flüssigkeit des Tropfens muss also in diesem Falle eine viel zähere gewesen sein und dazu nicht direct mit Wasser mischbare. Dies alles deutet darauf hin, dass sich das Protoplasma bei seiner Auflösung wie ein colloidaler Körper verhält, was alle übrigen Formen noch bestätigen werden.

Die einmal geronnenen, unförmigen centralen Partien ausgeflossenen Protoplasmas bleiben, auch wenn sie in directe Berührung mit dem Wasser kommen, vollständig unverändert. Criterium dafür, ob eine Gerinnung eingetreten ist, ist die plötzliche Sistirung jeder Bewegungs- und Strömungserscheinungen innerhalb des Plasmas, vor allem das plötzliche Aufhören der Molecularbewegung, die auch durch mechanische Eingriffe (Erschütterung durch Klopfen auf das Deckglas) nicht mehr hervorgebracht werden konnte, und weiterhin das deutliche Hervortreten der Wabenstructur in Folge einer Verdichtung und stärkern Lichtbrechung des Gerüstwerks.

Solche Tropfen erhalten sich lange unverändert. Die Cilien werden allerdings schon ziemlich früh abgeworfen. Nach einiger Zeit beginnt dann die regelmässig glatte Oberflächencontour sich zu verlieren (Fig. 5), wird unförmig gebuchtet, an einzelnen Stellen oft zipfelartig verlängert, und mit dieser Gestaltveränderung tritt stets eine Schrumpfung des Tropfens ein. Auf welche Weise die dabei austretende Flüssigkeit ihren Ausweg findet, ist durch Beobachtung nicht festzustellen, wahrscheinlich tritt sie an irgend einer Stelle, an welcher die Oberfläche des Körpers vollständig zerstört ist, aus. Anzunehmen, dass es auf osmotischem Wege geschähe, liegt kein Grund vor; auch erfolgt die Volumabnahme unter theilweiser Faltung des Tropfenhäutgens viel zu plötzlich.

Damit ist zugleich eine Aenderung des Tropfeninhalts verbunden: eben noch vollkommen homogene Partien zeigen einen fein- bis grob-vacuolären Bau, jedoch ist der Unterschied im Lichtbrechungsvermögen zwischen Vacuolenwand resp. der gallertartigen Masse, in welcher sie eingelagert, und Vacuolenflüssigkeit sehr gering, auch breitet sich dieser wohl auf einer Entmischung beruhende Vorgang nicht immer durch den ganzen Tropfen aus. Manche Partien nehmen nur einen emulsionsartigen Charakter an, andere einen richtig wabigen Bau. Dass dabei eine Gerinnung stattfindet, zeigt das oft plötzliche Sistiren der Molecularbewegung der im Tropfen suspendirten eosinophilen Körnchen an. Wo letztere noch fort dauert, liegen die Körnchen stets in Vacuolen, haben also eine sehr beschränkte Schwingungssphäre. Wahrscheinlich liegt der ganzen Erscheinung ein gerinnungsartiger Process zu Grunde. — In dieser Gestalt (Fig. 5) bleiben die Tropfen unverändert erhalten.

## 2. Die abgelösten Tropfen.

Die Loslösung der Inter-alveolartropfen von der Oberfläche erfolgt ganz in derselben Weise, in der sich z. B. ein hängender Wasser-

tropfen oder irgend eine andere dünnflüssige Substanz von einem Glasstab loslöst. Ich hebe ausdrücklich hervor, dass bei *Paramaecium* nie etwas von gestielten Tropfen, wie wir sie bei andern Infusorien noch antreffen werden, zu bemerken ist. Es spricht dieser Umstand für die ausserordentlich grosse Flüssigkeit der Oberflächenmembran der Tropfen. An der Stelle, an welcher sich eben ein Tropfen löste, verschmilzt die verflüssigte Pellicula von beiden Seiten her über der Wundstelle, so dass wieder ein neuer Tropfen ganz in derselben Weise dort entstehen kann. Wie die dauernd mit der Oberfläche des Infusors zusammenhängenden Tropfen können auch die abgelösten auf ihrem Rande Cilien tragen, bald nur eine einzige bis mehrere, bald können sie förmlich damit übersät sein. Da die Cilien ihre Bewegungsfreiheit noch lange beibehalten, so ist es selbstverständlich, dass sie Eigenbewegungen des Tropfens veranlassen können, wenn auch nur schwache.

Wie ich früher hervorgehoben habe, ist der Inhalt der abgelösten Tropfen meist durchaus homogen und hyalin, nur ab und zu durchsetzt von einigen losgelösten, eosinophilen, tanzenden Körnchen, ganz selten einmal von einer abgesprengten Protoplasmascholle. Manche dieser Tropfen können während ihres Umherflottirens sich vergrössern, andere bleiben vollständig unverändert. Messungen ergaben, dass sich der Durchmesser in extremen Fällen um  $\frac{1}{3}$  seiner ursprünglichen Länge vergrössern konnte. Die Zeit, innerhalb welcher die Tropfen zu Grunde gehen, ist ebenso verschieden wie die Art des Zerfalls.

Letzterer kann ebenso wie bei den am Körper verbleibenden durch plötzliches Zerplatzen des Oberflächenhäutchens erfolgen, oft unter Zersprengung des letztern in viele Fragmente, die explosionsartig aus einander geschleudert werden. Der flüssige Inhalt des Tropfens mischt sich sofort mit dem umgebenden Wasser. In manchen Fällen wurde dabei die Ausscheidung einer vorher in Tropfen gelösten Substanz in Form eines körnchenartigen Gerinnsels, das sich hernach wieder lösen kann, beobachtet, in andern Tropfen war nichts dergleichen zu bemerken.

Diese Art des Zerfalls, die plötzliche Auflösung der Tropfen im Wasser, hat ihre Räthselhaftigkeit, die sie allen bisherigen Forschern bot, eingebüsst, seitdem wir wahrscheinlich gemacht haben, dass ihr Inhalt weder aus der DUJARDIN'schen Sarkode noch dem FABRE-DOMERGUE'schen Paraplasma besteht, sondern aus Wasser, welches auf diffusionellem Wege oder, wenn wir an dem membranartigen Charakter der Alveolarmembran, der allerdings mit der Verflüssigung

mehr und mehr schwindet, festhalten wollen, auf diosmotischem Wege aufgenommen worden war. Das Räthsel ist zu einer einfachen, bekannten physikalischen Erscheinung geworden. — Um eine derartige Diffusion von Wasser überhaupt hervorzurufen, muss eine diosmotisch wirksame Substanz vorhanden sein. Wir haben sie wahrscheinlich im Plasma der Alveolarwaben zu suchen. Es mag allerdings auch bei der durch Druck bedingten Verflüssigung der Pellicula eine chemische Umlagerung ihrer Substanz stattfinden und dabei ein in Wasser leicht löslicher Körper abgeschieden werden, jedoch scheint mir diese eventuell vorhandene Umbildung nicht in Betracht zu kommen, da nicht einzusehen ist, weshalb dieser Körper gerade nach innen austreten soll. Die Diffusion des Wassers in den geschlossenen Inter-alveolarraum kann somit nur bedingt sein durch die innerhalb des Alveolarsaums vorhandenen diffusionell wirksamen Substanzen. Sie sind zu suchen im Enchylema und Plasma, welches, durch den Druck schon verflüssigt, von dem Wasser in Lösung übergeführt wird. Diese Diffusion geht so lange vor sich, bis ein Gleichgewichtszustand zwischen dem umgebenden Medium und der Lösung des Plasmas in der interalveolaren Flüssigkeitsansammlung eingetreten ist. So entstehen die Tropfen in jedem Fall. Wird nun ein Inter-alveolartropfen in Folge der Cilienbewegung von der Oberfläche getrennt und gelangt in das umgebende Medium, so wird, falls die Oberflächenmembran durchlässig ist für Wasser — und das ist der Fall —, undurchlässig jedoch für das darin gelöste Plasma, der osmotische Druck der Lösung den Eintritt von Wasser in den Tropfen veranlassen. Dass eine solche Endosmose von Wasser in Folge eines grössern osmotischen Drucks der Lösung im Vergleich mit dem umgebenden Medium ohne nachweisbare Exosmose der gelösten Substanz stattfindet, beweist die Volumzunahme losgelöster Tropfen. Die Diffusion von  $H_2O$  wird so lange dauern, bis der osmotische Druck innerhalb und ausserhalb des Tropfens derselbe ist. Die Volumzunahme hat selbstverständlich eine Dehnung der flüssigen Oberflächenmembran zur Folge. Erreicht nun letztere ihre maximale Tension, d. h. ihre grösstmögliche Dünne, bevor ein osmotischer Gleichgewichtszustand ausserhalb und innerhalb des Tropfens erreicht ist, so wird sie bei weiterer Diffusion von  $H_2O$ -Molekülen in den Tropfen gesprengt, oft explosionsartig, wie wir gesehen haben; dadurch ist die Schranke zwischen den bisher getrennten Substanzen von verschiedenem osmotischen Druck gefallen, und sie diffundiren ungehindert in einander über. Für die Tropfen, welche keine wahrnehmbare Volumzunahme erkennen lassen, müssen wir annehmen, dass dieser Gleichgewichts-

zustand schon vorher erreicht war. In der That genügen denn auch die geringsten mechanischen Eingriffe, Erschütterungen oder auch das Anschwimmen eines Bacteriums, um sie zum Platzen zu bringen. Dieselben Ursachen bedingen nach meiner Ansicht auch das Zerplatzen der am Körper verbleibenden Tropfen.

Im Gegensatz hierzu findet man mitunter eine Art des Zerfalls, welche lebhaft an jene Vorgänge erinnert, die wir als eine Art von Gerinnung von nicht losgelösten Tropfen gefunden haben. An isolirten Tropfen kann natürlich der Verlauf dieses Vorgangs viel leichter studirt werden, weil nennenswerthe protoplasmatische Einschlüsse, die eine klare Einsicht trüben, hier nicht in Betracht kommen. In der vollständig hyalinen und homogenen Tropfenflüssigkeit findet die Ausscheidung einer zweiten Flüssigkeit in Form kleiner bis grösserer Vacuolen statt; dieser Vorgang nimmt an einem ganz beliebigen Punkte des Tropfens seinen Anfang und breitet sich von hier bald langsamer, bald schneller entweder nur über eine beschränkte Zone oder auch durch den ganzen Tropfen aus. Hierdurch nimmt letzterer allmählich einen emulsionsartigen Charakter an. Tropfen, welche durch ihre ganze Masse hindurch schaumig geworden sind, zeichnen sich sehr oft durch besonders schöne Alveolarsäume aus (Fig. 9 *b*) neben einer auffallenden Constanz der Wabengrösse, welche für die verschiedenen Tropfen im Allgemeinen zwischen recht grossen Grenzen schwankt, für die einzelnen jedoch ziemlich constant bleibt. Waren Granula in den Tropfen suspendirt, so kam ihre Molecularbewegung zur Ruhe, es muss somit eine zähflüssige Gerüstsubstanz aufgetreten sein. In durch und durch schaumigen Tropfen ging der emulsionsartige Charakter unter polyedrischer Anordnung der Alveolen schliesslich in einen echt wabigen über. In dieser Form erhielten sich die Tropfen, so lange das Präparat erhalten werden konnte. Stets war mit diesem Entmischungsprocess eine Schrumpfung des Tropfens verbunden: er verlor seine Kugelgestalt, der Oberflächencontour wurde unregelmässig gebuchtet, und mitunter war eine deutliche Faltung der Membran zu erkennen (ein Zeichen eingetretener Erstarrung). Partiell schaumig gewordene Tropfen flossen bis auf die structurirte Partie aus (Fig. 9 *e*).

Was die Consistenz dieser Tropfen anbelangt, so kommt sie einer ziemlich zähen Gallerte sehr nahe. Ihre Elasticität war recht bedeutend. Durch relativ starken Druck konnten die Tropfen vollständig verquetscht werden; die Gerüstsubstanz der Waben löste sich nicht im Wasser, wohl aber die Vacuolenflüssigkeit; denn das Zerplatzen der Waben unter Druckwirkung war an günstigen, grob

vacuolären Stellen deutlich zu verfolgen. Bei schwächerem Druck konnte zwar die Membran zersprengt werden, aber die Tropfen liefen nicht aus, und bei Aufhören des Drucks schloss sich der klaffende Riss wieder. Ein ähnliches Verhalten beschreibt VERWORN (68) von „hyalinen Blasen“, welche beim „körnigen Zerfall“ der abgeschnittenen Pseudopodien von *Hyalopus* entstanden.

Dass es sich hierbei um einen Entmischungsprocess zweier in einander gelöster Flüssigkeiten handelt, scheint zweifellos. Es fragt sich nur, welche Ursachen wir für diese Entmischung verantwortlich machen können. Da Aenderungen im umgebenden Medium ausgeschlossen waren, falls wir nicht etwa annehmen wollen, dass durch Lösung unbekannter Substanzen im geronnenen Protoplasma der Charakter des umgebenden Mediums verändert worden wäre, wofür jedoch keine Anhaltspunkte vorhanden sind, so müssen wir die Ursache der Entmischung in den Tropfen selbst suchen. Dann können es gewiss nur chemische Umlagerungen sein. Damit aber betreten wir den herrenlosen Boden der Hypothese. Ich ziehe es deshalb vor, in Ermangelung positiver Thatsachen über diesen Punkt zu schweigen, obgleich die eine oder andere Ueberlegung gewiss den Thatsachen einigermaassen gerecht werden könnte. Dass die Gerüstsubstanz solch schaumiger Tropfen kein Plasma mehr ist, brauche ich nicht besonders zu betonen.

Ich glaube auch das ähnliche Verhalten nicht losgelöster Tropfen auf eine ähnliche Entmischung zurückführen zu müssen. Für eine derartige Entstehung der Structur spricht auch die Unregelmässigkeit, mit der sie in verschiedenen Tropfen auftritt.

Nur auf Eines möchte ich noch aufmerksam machen. Es dauert auffallend lang, gewöhnlich 1—2 Stunden nach der Loslösung, bis dieser Entmischungsprocess sich einstellt, während alle Tropfen, welche durch Zerplatzen zu Grunde gehen, ihre Zerstörung meist kurze Zeit nach ihrer Ablösung erfahren. Ebenso habe ich isolirte Tropfen mit nachträglicher Volumvergrößerung stets zerplatzen gesehen, während in andern, welche davon nichts zeigten, stets derartige Entmischungsprocesse sich einstellten. Obgleich ich nicht von der Allgemeingültigkeit dieser Beobachtung überzeugt bin, vielmehr glaube, dass Entmischungsprocesse ebenso oft in nachträglich sich vergrößernden Tropfen auftreten, so scheint mich diese Beobachtung doch auf den richtigen Weg geführt zu haben, um die scheinbar vorhandenen principiellen Unterschiede zwischen den auf so verschiedene Weise zu Grunde gehenden Tropfen befriedigend zu lösen. Der Charakter beider

Tropfenarten ist genau derselbe. Dafür bürgt ihre Entstehung. Die einen jedoch zerplatzen in Folge übermaximaler Dehnung ihrer dünnen, pellicularen Membran, bevor das osmotische Gleichgewicht hergestellt ist, die andern dagegen besitzen schon diesen Gleichgewichtszustand und gehen später Veränderungen ein, welche in den erstern sicher ebenfalls auftreten würden, wenn sie noch vorhanden wären.

Myelinfiguren, wie sie MAGGI (43) beschreibt, treten bei keinem der Hunderte von Paramäcien, welche ich habe zerfliessen lassen, auf.

### 3. Das Entoplasma.

Nunmehr muss ich noch der Veränderungen des nicht verflüssigten, zusammenhängenden Entoplasmaleibes gedenken, welcher durch diesen zur Bildung von Interalveolartropfen führenden Quellungsprocess zunächst seines Alveolarsaums, dann auch seines Corticalplasmas, welches sich löste, mehr oder minder vollständig verlustig ging. Wenn mir nun zunächst unsere Aufmerksamkeit auf das Verhalten des Entoplasmas im Bereich eines Interalveolartropfens richten, so fällt sofort die heftig wogende Bewegung auf, in welcher sich jenes befindet, sobald die Abhebung der Pellicula sichtbar wird. Eine bestimmte Strömungsrichtung ist nicht vorhanden; das gesammte Protoplasma mit allen seinen Einschlüssen schiebt sich wie eine bewegliche Flüssigkeit hin und her und wirr durch einander. Es sieht aus, als ob auch hier in Folge des Druckes eine, wenn auch nicht sehr weit gehende Verflüssigung des Plasmas stattgefunden habe, und es ist nicht unwahrscheinlich, dass einzelne Wabenwände geplatzt und ihre Vacuolen in einander geflossen sind. Denn ab und zu sieht man spontan grössere Flüssigkeitstropfen auftreten, für deren Entstehung wohl schwerlich andere Factoren verantwortlich gemacht werden können. Auch eosinophile Körnchen findet man hier und da in BROWN'scher Bewegung in Vacuolen eingeschlossen (Fig. 3a). Während nun die meisten Interalveolartropfen noch im Wachsen begriffen sind und nichts auf einen beginnenden Zerfall hindeutet, beginnt die Strömung des Entoplasmas, nachdem sie ein Maximum erreicht hat, auffallend rasch langsamer zu werden, stockt oft für Augenblicke, setzt dann wieder ein, und schliesslich herrscht fast plötzlich dauernder Stillstand. Das Plasma im unmittelbaren Bereich des Tropfens ist geronnen. Die Cilien hören zu schlagen auf und fallen entweder ab oder bilden einen wirr verschlungenen Knäuel starrer Fäden. Solche Gerinnungszonen können an den verschiedensten Stellen des Körpers, wo eben Tropfen sich bilden, unabhängig von einander entstehen. Von diesen Centren des

Todes aus rückt die Grenze, welche das geronnene leblose Plasma vom intacten Leben scheidet, sichtbar immer weiter vor, bis schliesslich der ganze Protoplasmaleib eine leblose geronnene Masse darstellt, welche Gestalt und Structur des lebenden beibehalten hat, im Innern den ebenfalls geronnenen, durch seine scharfe Sonderung besonders ins Auge fallenden Kern umschliessend. Eine Verflüssigung mit folgender spurloser Auflösung des Plasmas oder ein Zerfall in einzelne Stücke, die ihrerseits einer recht verschiedenen Zerstörung verfallen können, wie bei andern Infusorien, findet bei *Paramaecium* nicht statt. Vom wabigen Bau des geronnenen Protoplasmas kann man sich an günstigen Stellen stark gepresster Thiere überzeugen; im Allgemeinen jedoch ist derselbe wegen der grossen Zahl eingelagerter eosinophiler Granula und mannigfach gestalteter Excretkörner und -krystalle nicht recht klar, weil dadurch das Plasma ein vollständig körniges Aussehen erhalten kann und man stets Gefahr läuft, bei einiger Unkenntniss des Gegenstandes hohe Bilder dieser Körnchen für Waben zu halten. Sehr klare Bilder erhält man, wenn man das geronnene Plasma mit Hämatoxylin oder Methylenblau färbt und hernach in Fragmente zerklopft.

Das Verhalten des Entoplasmas beim Zerfliessen ist also dadurch charakterisirt, dass es durch Druck eine Art Verflüssigung erfährt, in diesem Zustand, wie in die Inter-alveolartropfen ausgeflossene Partien gezeigt haben, in Wasser nicht unlöslich ist, dass im Allgemeinen jedoch mit länger wirkendem Druck belastetes Protoplasma bei Berührung mit Wasser sofort gerinnt und dass die Gerinnung, wenn sie einmal an einer Stelle eingesetzt hat, sich rasch durch die gesammte noch lebende Masse hindurch fortpflanzt, alles Leben zerstörend.

Nunmehr muss ich noch eines Vorgangs gedenken, welcher ebenfalls den Tod des Infusors herbeiführte, jedoch nicht als Zerfliessungserscheinung aufgestellt werden darf. Wenn nämlich das *Paramaecium* so zu liegen kommt, dass der Cytoproct am freien Seitenrand seine Lage findet, mithin in die Ausbreitungsebene des dem Druck durch randliches Abströmen ausweichenden Protoplasmas fällt, so kommt es vor, dass die Plasmalamelle, welche den After verschliesst, durchreisst und nun das Entoplasma mit allen seinen Einschlüssen (Nahrungsvacuole, Kern etc.) an dieser Stelle mit grosser Gewalt hervorquillt, um im umgebenden Medium sofort die Gestalt eines einzigen grossen Tropfens anzunehmen. Dieser Tropfen ist gegen das Wasser abgegrenzt durch eine sofort sich bildende, einfach contourirte Membran von erstaunlicher Feinheit und Widerstandsfähigkeit, die meiner Ansicht nach aus den continuirlich an einander gereihten äussern Grenz-

lamellen der rundlichen Plasmawaben besteht, welche sofort bei Berührung mit Wasser durch Veränderung eine Verdichtung erfahren haben. Das hervorgequollene Protoplasma gerinnt schon nach wenigen Augenblicken, und zwar schreitet die Gerinnung von der Grenze gegen das Wasser centripetal vor.

#### 4. Vitalfärbungen.

Ich hatte gehofft, durch Vitalfärbung der Thiere mit sehr verdünnten Lösungen von Neutralroth ( $1/800000$  0/0 —  $1/2000000$  0/0) und Methylenblau ( $1/1000000$  0/0) in filtrirtem Culturwasser vielleicht einige nähere Aufschlüsse über die Veränderungen des Protoplasmas zu erhalten. Wenn sich auch einige Thatsachen ermitteln liessen, so war doch im Allgemeinen die Erleichterung des Studiums dieser Vorgänge nicht bedeutend. Der Farbstoff kam in verschiedener Weise in Anwendung. Entweder wurden vital gefärbte Thiere in reines Wasser übergeführt und zum Zerfliessen gebracht, oder der Farbstoff wurde erst zugegeben, als die Thiere bereits in Auflösung begriffen waren.

Aus den Arbeiten von PROWAZEK (51, 52) und PRZESMYCKI (53, 54), die beide Vitalfärbungen mit Neutralroth gemacht haben, ersterer hauptsächlich mit Berücksichtigung der Verdauungsvorgänge im Zelleib, dürften die allgemeinen Resultate bekannt sein. PROWAZEK machte darauf aufmerksam, dass am Vorder- und Hinterende von *Paramaecium aurelia* und in der Schlundregion „nach einigen Stunden“ dunkelroth gefärbte hyaline Tröpfchen auftreten, in 1—3 parallelen Reihen angeordnet; wegen ihres bestimmten Vorkommens betrachtet er die genannten Stellen des Körpers als Orte besonderer Diffusionsvorgänge, an welchen „gewisse ergastische Gebilde als Ausscheidungen des Protoplasten“ zum Austritt gelangen.

Ich kann diese Angaben PROWAZEK's bestätigen, muss jedoch bemerken, dass sie nur beschränkte Geltung haben, in so fern man Individuen findet, welche überhaupt nichts von einer bestimmten Reihenanordnung rother Körnchen in gewissen Zonen erkennen lassen, während bei andern eine Reihenanordnung sich durchaus regelmässig über den ganzen Körper erstreckt. Die rothen Tröpfchen folgen dabei genau und in durchaus gleichmässigen gegenseitigen Abständen den spiral um den Körper verlaufenden Cilienfurchen, liegen auch, wie man sich leicht überzeugen kann, innerhalb des Alveolarsaums, scheinen sogar oft über die Pellicula herauszuragen, so dass man in ihnen Anfangs die gefärbten Enden der den Cilien zugehörigen Alveolarkanten erblicken möchte. Wie jedoch schon aus dem Umstand hervorgeht, dass sie keineswegs bei allen Individuen in dieser ausgesprochenen Gruppierung auftreten, ist dies nicht der Fall. Bei einigen Individuen, mit ebenfalls deutlicher Reihenanordnung, hatten alle in der postoralen

Partie gruppirten Tröpfchen eine braungelbe Farbe angenommen, ein Zeichen ihrer alkalischen Natur. Von ihrer chemischen Constitution konnte ich nichts ermitteln, da sie beim Beginn des Zerfliessens verschwinden und bei Färbung gepresster Thiere nie auftreten.

Abgesehen von den in den verschiedensten Nuancen, vom gesunden Kirschroth bis zum schmutzigsten Gelb, tingirten Nahrungsvacuolen treten zugleich in den äussern Schichten des Entoplasmas lebhaft roth gefärbte Tropfen auf, die fortwährend an Grösse bedeutend zunehmen und die erwähnten Körnchen der Alveolarschicht an Umfang übertreffen. Oft lagen sie in grössern Gruppen beisammen, sich gegenseitig abplattend, ohne je mit einander zu verschmelzen. Es spricht dies für eine sehr zähflüssige Beschaffenheit. Sie erscheinen stets von einem einfachen dunklen Contour umgeben. Dieselben homogenen Gebilde treten bei Färbung mit Methylenblau auf. Oft war ihre Oberfläche dicht besetzt von einer Lage kleinster, hellrother, bei Methylenblaufärbung hellblauer Körnchen, die mit ihnen den Strömungen des Entoplasmas folgten. Beim Zerfliessen des Thiers zeigten diese gefärbten Einschlüsse des äussern Entoplasmas eigenthümliche Zerfallerscheinungen, die ich kurz beschreiben will. Ihr Rand nahm eine dunklere Farbe an; zugleich wurden in ihrem Innern eine bis mehrere kleinste, hellroth gefärbte Vacuolen (oder Körnchen?) sichtbar, so dass das Tröpfchen nunmehr fein granulirt aussah, zugleich verschwand der dunkle Contour, und ausserhalb desselben trat ringsherum im Plasma eine Sphäre farbloser Flüssigkeit auf. Dieses Flüssigkeitströpfchen wurde allmählich mit einem zunehmendem Verblässen und Kleinerwerden der Körnchen grösser, schliesslich schwanden Farbe und Körnchen eines nach dem andern vollständig, und zuletzt waren nur noch einige ungefärbte Granulationen übrig. Nach ihrer Auflösung war an Stelle des rothen Tropfens eine ungefärbte, membranlose Vacuole getreten. Gerieth zufällig einmal eines dieser rothen Tröpfchen mit dem ausströmenden Plasma in einen Inter-alveolartropfen, so trat es in die Molecularbewegung der Granula ein und konnte dann entweder auf die eben geschilderte Weise zerfallen oder auch plötzlich in eine grosse Anzahl kleinster Körnchen explosionsartig zerstäuben, die noch einen Moment sichtbar waren, dann verschwanden. Ausser diesen, relativ grossen und in jedem Individuum sehr zahlreich auftretenden gefärbten Einschlüssen der Schichten des äussern Entoplasma fand ich in seinen tiefern Lagen, namentlich in der Nähe des Schlundes, äusserst feine, farbstoffspeichernde Körnchen oft in sehr grosser Zahl, manchmal nur vereinzelt. Sie wanderten längs des plasmatischen Ge-

rüstwerks, oft in sehr lebhafter Bewegung hin und her, bald in der Richtung des circulirenden Protoplasmas, bald ihr entgegen. Mitunter war ihre Bewegungsrichtung innerhalb eines sehr beschränkten Raums, der nur wenige Wabenlagen umfassen konnte, eine direct entgegengesetzte. Man musste bei der Willkürlichkeit der Excursionen dieser kleinsten Gebilde nothwendig an active Bewegung denken. Sie begleiteten stets die Nahrungsvacuolen. Vielleicht sind sie auch identisch mit den erwähnten kleinen Körnchen, welche auf der Oberfläche der grössern rothen Tropfen des Entoplasmas beobachtet wurden. Bei Färbung gepresster Thiere treten sie nicht auf.

Da man nun Anfangs wegen der theilweisen Löslichkeit der grössern gefärbten Entoplasmatropfen in Alkohol und Aether vermuthete, dass es sich eventuell um fette oder schwer lösliche, seifenartige Stoffwechselproducte des Protoplasmas handeln könnte, worauf auch die mitunter beobachtete Gelbfärbung in Folge alkalischer Reaction hinwies, so stellte ich in dieser Richtung einige Versuche an.

Wurden feine Perlen von Hammeltalg einer der genannten Lösungen von Neutralroth zugegeben und alsdann kräftig durchgeschüttelt oder ein grösseres Talgstück in eine verdünnte Lösung gebracht und ruhig im Reagenzglas stehen gelassen, so hatte das Fett schon nach kurzer Zeit sämmtlichen gelösten Farbstoff dem Wasser entzogen und in sich aufgespeichert. Das vorher formlose Talgstück hatte sich dabei vollkommen abgerundet. Dasselbe trat bei Anwendung schwer löslicher Kalkseife ein. Schichtete man ferner Olivenöl über eine hell weinrothe Lösung von Neutralroth und liess das Ganze im Reagenzglas ruhig stehen, so hatte nach Verlauf von ca. 14 Tagen das Oel den gesammten Farbstoff dem  $H_2O$  entzogen. In den untern Schichten des Oels war ein feiner Oelseifenschaum entstanden, in den obern war der Farbstoff einfach im Oel gelöst. Ein anderer Versuch mit Olivenöl, das auf dem mit Wachsfüsschen versehenen Deckgläschen in einen auf dem Objectträger ausgebreiteten Tropfen von Neutralrothlösung gebracht wurde, liess denselben Vorgang mikroskopisch verfolgen. Leider wurden die Versuche nicht weiter fortgesetzt. Wurde ein gefärbtes *Paramaecium* mit Osmiumsäure abgetödtet, so schwand die rothe Farbe der Tropfen, und an ihrer Stelle blieb ein Conglomerat schwarz gefärbter Kügelchen zurück. Da jedoch Osmiumsäure aus Neutralrothlösung einen schwarzen Niederschlag fällt, so war dies kein Beweis für die Fettnatur der Körnchen.

Trotz alledem möchte ich keine bestimmte Ansicht über die Natur der rothen Tropfen im Körper von *Paramaecium* aussprechen, da möglicher Weise noch eine Reihe anderer Körper ausser Fett und Seifen farbstoffspeichernd wirkt. Auch will ich die Frage nicht entscheiden, ob in den farbstoffanziehenden Körpern präformirte Substanzen vorliegen oder ob es erst zu einer Ausfällung derselben durch das Neutralroth kommt. Möglicher Weise ist beides der Fall. Die

innerhalb des Alveolarsaums auftretenden Körnchen sind sicher erst durch das Neutralroth ausgeschieden.

Immerhin war die Methode der Vitalfärbung ein angenehmes Hilfsmittel, um festzustellen, ob in jedem beliebigen Moment des Zerfliessens das Protoplasma noch lebend war oder schon abzusterben begann. Es ist eine charakteristische Eigenschaft des lebenden Plasmas, die Diffusion des Neutralroths und Methylenblaus zu gestatten, ohne sich selbst damit zu tingiren. Sobald es dagegen abzusterben beginnt, durch Gerinnung oder Verquellung, nimmt es den Farbstoff sehr gierig auf. Die Inter-alveolartropfen färben sich auf keinem Stadium, falls nicht einmal eine abgesprengte Plasmascholle in sie eingetreten ist. Auch das abgestorbene Plasma entfärbt sich wieder sehr rasch, im Gegensatz zum Kern; und überall, sowohl mitten im Plasma des abgestorbenen Thiers als im umgebenden Medium, findet man dann die langen, rothen oder gelbbraunen Krystallnadeln von Neutralroth, isolirt oder in reichen Büscheln. Schon der Umstand, dass dieser Farbstoff vom abgestorbenen Plasma erst gierig absorbiert, nachher wieder ausgefällt wird, scheint mir auf chemische Umlagerungen hinzudeuten, für welche uns noch das Verständniss fehlt. Oft konnte beobachtet werden, dass die ausgeworfenen Nahrungsreste deutlich hellgelb gefärbt waren, also alkalisch reagierten. Bei Zusatz eines Tropfens Essigsäure nahmen sie sofort einen tiefblauen Ton an.

#### B. Die an *Paramecium* sich anschliessenden Formen.

Von den untersuchten Infusorien gehören hierher: *Nassula aurea* und *elegans* EHRBG., *Chilodon cucullulus* O. F. M. sp., *Colpidium colpoda* EHRBG. sp., *Colpoda cucullus* O. F. M. sp. und von Peritrichen *Vorticella nebulifera* O. F. M.

Sämmtliche genannten Holotrichen schliessen sich in jeder Beziehung dem als Typus geltenden *Paramecium aurelia* EHRBG. durchaus an. Entgegen den Angaben MAGGI's (43), welcher für *Paramecium aurelia*, *Chilodon cucullus* und *Colpoda cucullus* die Entstehung von Myelin beim Zerfliessen behauptet, muss ich betonen, dass nach meinen Beobachtungen bei keiner der genannten Formen, weder aus den Inter-alveolartropfen noch aus dem Protoplasma, sich eine solche Substanz hervorildet. Bei der kleinen *Colpoda cucullus* scheint das Plasma eine grössere Löslichkeit zu besitzen als bei den übrigen untersuchten Formen. Der grösste Theil desselben, vor allem die gesammten peripheren Schichten lösen sich unter gleichzeitiger Wirkung von Druck im Wasser zu einer structurlosen, sehr elastischen Masse von

gallertiger Consistenz, welche in ihren randlichen Partien dünnflüssiger, also wasserreicher ist als in den centralen, unmittelbar an die geronnenen, tiefliegendsten Partien angrenzenden Schichten, und randlich einer allmählich weiter greifenden vollständigen Auflösung anheimfällt. In diesen gallertig zerlaufenen Partien ist keine Structur mehr zu erkennen, dagegen kann dieselbe, wie wir das noch bei einer Reihe anderer Formen wiederfinden werden, durch Behandlung mit starkem Alkohol unter Schrumpfung der Gallerte sichtbar gemacht werden. Allerdings kommt es dabei auf den Flüssigkeitsgrad der Masse an. Aus dünner Gallerte erhält man nur einen verworren fädigen oder körnigen Niederschlag, während in dickerer eine schöne Wabenstructur hervortritt. Einmal geronnenes Plasma löst sich nicht mehr im Wasser.

Der *Vorticella nebulifera* muss ich noch mit einigen Worten gedenken. Bekanntlich ist dieses Thier nach aussen begrenzt von einer, wenn auch nicht sehr dicken, so doch kräftigen, vollkommen hyalinen und grünlich-blau glänzenden, structurlos erscheinenden Hülle, welche aussen von einem sehr kräftig ausgebildeten, dunklen, nach innen von einem schwächer entwickelten, aber scharfen Contour begrenzt ist. Ogleich an dieser einheitlich erscheinenden Bildung von einer innern, radiärstricheligen Structur nichts wahrzunehmen ist, trage ich doch kein Bedenken, sie dem Alveolarsaum der seither betrachteten Formen als homolog zu erachten: der äussere Contour entspricht der Pellicula, der innere der innern Alveolarlamelle der übrigen Infusorien. Das Wabenwerk des Alveolarsaums ist vermuthlich zu fein, um wahrgenommen werden zu können. Dass wir zu dieser Annahme berechtigt sind, geht aus dem Verhalten beim Zerfliessen hervor.

Wie bei *Paramaecium* und den übrigen genannten Formen treten am Rande vollkommen homogene und hyaline Tropfen auf, nach aussen begrenzt von der verflüssigten Pellicula mit ihrem fettartigen Glanz, gegen das Plasma zu von der innern Alveolarlamelle, also ebenfalls Inter-alveolartropfen entstanden durch Wasseraufnahme von aussen. Mit der Verflüssigung der Pellicula schwindet auch ihre oberflächliche Ringsculptur, die durch Aufeinanderfolge stärker oder schwächer convexer Erhebungen mit dazwischen verlaufenden Ringfurchen hervor gebracht wird. Die Loslösung der Tropfen, deren auf einander folgende Stadien in Fig. 10 wiedergegeben sind, erfolgt im Princip auf dieselbe Weise wie bei den seither betrachteten Formen. Dass jedoch die Pellicula nicht jene Leichtflüssigkeit erreicht wie bei *Paramaecium*, sondern mehr den Charakter einer zähflüssigen Substanz beibehält, zeigt ein Blick auf die in Loslösung begriffenen Tropfen (Fig. 10).

Durch einen lang ausgesponnenen, hyalinen, blaugrün schillernden Faden, dessen doppelte Contourirung am distalen Ende seine Entstehung durch dichte Aneinanderlagerung und endliche Verschmelzung der pellicularen Tropfenmembran bei allmählicher Verfeinerung des stielartigen Fortsatzes documentirt, ist er noch mit dem Plasmaleib verbunden. Der Faden wird immer dünner, reisst schliesslich durch, und die am Tropfen und Plasma verbleibenden Enden fliessen, träge an sich selbst hinabgleitend, zurück und werden schliesslich in das Plasma resp. die Tropfenmembran aufgenommen oder können sich auch als spindelförmig spitz auslaufende Anhänge selbständig erhalten. Andere Tropfen bleiben dauernd durch solche Brücken verflüssigter Pellicula mit dem Infusor in Verbindung. Dies alles spricht dafür, dass die durch Druck verflüssigte Pellicula allmählich im Wasser erhärtet. Mit ihrer Dicke und Zähflüssigkeit hängt auch zusammen, dass die Tropfen sich ausserordentlich lange erhalten und nur selten, wenn eine Volumzunahme im isolirten Zustand constatirt werden konnte, durch Zerplatzen zu Grunde gehen. Oft erst nach mehreren Stunden tritt in ihnen eine Entmischung ein, und schliesslich gerinnt ihr Inhalt unter Faltung der Membran und Schrumpfung, einerlei, ob sie sich losgelöst haben oder nicht (Fig. 10 L). Ihr Inhalt färbt sich nicht mit Neutralroth, ist also kein Protoplasma. Auch die innere Alveolarlamelle besitzt eine sehr grosse Widerstandsfähigkeit gegen den Einfluss des Wassers; erst nach Stunden langer Einwirkung fängt sie an, sich zu lösen, falls sie nicht durch Druck gesprengt wurde. Daher bleiben die Tropfen auch meist frei von protoplasmatischen Einschlüssen. Im Allgemeinen erweist sich *Vorticella* sehr resistent gegen Druck.

Das durch den Druck ebenfalls etwas flüssiger gewordene Protoplasma gerinnt; es erfährt höchstens in seinen äussersten Schichten, wenn es direct mit dem Wasser in Berührung kommt, eine gallertige Verquellung. Günstige Partien lassen die Wabenstructur der geronnenen Masse erkennen, während sie an andern Stellen durch dichte Körnereinlagerungen verwischt wird. Erst längere Zeit nach dem Tod und dem Schwinden des Alveolarsaums erfährt das Protoplasma eine langsam weiter greifende Zerstörung durch das Wasser: es wird in einzelne Fetzen zerklüftet, von deren Rand sich überall Körnchen in Molecularbewegung loslösen.

Fassen wir ohne Berücksichtigung von Einzelheiten die Merkmale kurz zusammen, welche den von *Paramaecium aurelia* und den sich ihm anschliessenden Formen vertretenen Typus des Zerfliessens unter Wirkung von Druck charakterisiren, so ist es einmal die Bildung

interalveolarer Flüssigkeitstropfen durch diosmotische Wasseraufnahme, in Zusammenhang mit einer Verflüssigung der Pellicula durch Druck, die Auflösung des verflüssigten Cortical- und zum Theil auch peripheren Entoplasmas im umgebenden Medium, die Gerinnung der mit dem Wasser nicht in directe Berührung kommenden Protoplasmapartien und des Kernes und endlich eine Herabsetzung der Frequenz der contractilen Vacuolen unter gleichzeitiger Vergrößerung ihres diastolischen Volums. Myelinbildungen kommen nicht vor. Ein „körniger Zerfall“ des Protoplasmas findet nicht statt.

### C. *Bursaria truncatella* O. F. M.

Ein wesentlich anderer Typus, den wir am besten mit dem Wort „Zerfliessen“ charakterisiren, wird vertreten durch *Bursaria*, der sich eine Anzahl holo- und heterotricher Infusorien anschliessen. Es hängt dies einerseits von der Verschiedenheit in der structurellen Differenzirung des Protoplasmas, andererseits aber auch zweifellos von seiner andern chemischen Beschaffenheit ab.

*Bursaria truncatella* war in beliebiger Menge stets zu finden in einem Forellenteich in der Nähe der Stiftsmühle bei Heidelberg, am Grunde zwischen abgefallenen und faulenden Blättern. Ich hebe dies hervor, weil PROWAZEK (52) in seiner Zusammenstellung der in der Literatur verzeichneten Fundortsangaben Heidelbergs nicht gedenkt, obgleich SCHUBERG in seiner Arbeit (60) diese Fundstätte erwähnt. — Die feinere Organisation des Infusors und die Structur des Protoplasmas sind durch die Arbeiten von BRAUER (9) und PROWAZEK, vor allem aber von SCHUBERG (60) hinreichend bekannt geworden, so dass ich auf dieselben verweisen kann.

Als für das Verständniss der Zerfliessungserscheinungen absolut nothwendig hebe ich hervor, dass bei *Bursaria* ebenfalls eine Differenzirung des Protoplasmas in Ekto- und Entoplasma ausgeprägt ist, wie bei *Paramaccium*; während aber bei letzterm die ektoplasmatische festere Hülle aus einem pellicular verdichteten, sehr feinen Alveolarsaum und einem nach innen zu folgenden, sehr umfangreichen Corticalplasma besteht, ist bei *Bursaria* als ektoplasmatische Differenzirung nur ein aus einer Lage grosser, nahezu regulär hexagonaler Waben bestehender Alveolarsaum vorhanden, welcher direct von dem ungleichmässig wabigen Entoplasma unterlagert wird. Die innere Alveolarlamelle ist sehr fein und kaum besonders differenzirt. Kräftig

ausgebildet ist nur die Pellicula als eine dunkle, einfach contourirte Lamelle.

SCHUBERG hatte seiner Zeit darauf aufmerksam gemacht, dass auf gefärbten Schnitten „dunkle Pünktchen“ ins Auge fallen, welche ihm ziemlich regelmässig stets in den Ecken der hexagonalen Alveolarwaben zu liegen schienen. Er bemerkt: „ob sie nun aber einfach Querschnitte radiärer Fasern oder verdickte Kanten von Waben sind, weiss ich nicht zu entscheiden“ (p. 353). BÜTSCHLI (10, p. 1262) sprach sie für eingelagerte, discrete Körnchen an. SCHUBERG hatte mit homog. Immers.  $\frac{1}{12}$ , Oc. I, gearbeitet.

Mit meinen stärksten Systemen konnte ich nun am lebenden Thier feststellen, dass unterhalb der Pellicula das Gerüstwerk der Waben des Alveolarsaums dicht erfüllt ist von kleinen, discreten und stark glänzenden Körnchen, welche jedoch nichts von der regelmässigen Anordnung zeigen, wie sie SCHUBERG beschrieben hat, sondern dicht an einander gereiht durch die Kanten der Alveolarwaben vertheilt sind. Sie sind durchaus auf den Alveolarsaum beschränkt (Fig. 12).

Wenn man auf *Bursaria* einen Druck ausübt, so stark, dass das Thier eben festliegt, so fällt, nach einiger Zeit gesteigerter Wimperthätigkeit, eine sichtbare Vergrösserung des gesammten Alveolarwerks auf, welche sich sowohl in einer Volumzunahme der Waben des noch deutlich erkennbaren Alveolarsaums, ganz besonders aber in einer Vergrösserung der unregelmässigen entoplasmatischen Wabenräume ausspricht. Dabei scheint das Plasma eine immer leichtflüssigere Consistenz anzunehmen, wie aus den lebhaft wogenden Strömungen des Innern und der allmählichen Abkuglung des Körpers hervorgeht. Plötzlich bricht an einer Stelle, an welcher der Alveolarsaum eben noch intact war, die Oberfläche bruchsackartig hervor (Fig. 11a). Der Alveolarsaum ist verschwunden, der Bruchsack ist erfüllt von prachtvoll schaumig structurirtem Protoplasma mit sehr grossen Alveolen und gegen das umgebende Medium abgegrenzt von der vorgewölbten Pellicula. Die Flüssigkeitstropfen der peripheren Kappe des Bruchsacks, welche gegen das nachdrängende Entoplasma mit seinem viel feinwabigern Bau scharf abgesetzt ist, sind nichts anderes als die bedeutend angeschwollenen Waben des Alveolarsaums; die an einzelnen Stellen sehr ausgedehnte homogene Grundsubstanz mit den kleinen hellen Körnchen, in der die Vacuolen eingebettet sind, ist das durch Wasseraufnahme flüssiger und voluminöser gewordene plasmatische Gerüstwerk der Alveolarwaben. Der Effect des Druckes ist somit principiell derselbe wie bei *Paramaecium*: eine Zerstörung des Alveolarsaums mit gleichzeitiger Verflüssigung der Pellicula und des Gerüstwerks des

Alveolarsaums. Während sie jedoch dort von einer vollständigen Vernichtung des Protoplasmas begleitet war und sich die innere Alveolarlamelle noch lange erhielt, wird letztere bei *Bursaria* einfach verflüssigt, ich möchte sagen, in die einzelnen Lamellen der angrenzenden Waben, aus deren membranartiger Differenzierung sie hervorgegangen war, wieder zerlegt. Dadurch und durch die Vermehrung des Drucks wird die radiäre Structur des Alveolarsaums zerstört, die ihn zusammensetzenden Elemente jedoch, die Wabentropfen, bleiben erhalten. Natürlich ist damit ihre hexagonale Gestalt und polyedrische Anordnung verloren. Die Wabenhohlräume haben sich zu Vacuolen abgerundet, und mit der zunehmenden Wasseraufnahme der plasmatischen Gerüstsubstanz ist das Protoplasma emulsionsartig geworden. Da das Entoplasma nun von allen Seiten her nach dieser Stelle verminderten Widerstands hinströmt, dabei selbst grobvacuolärer und dünnflüssiger wird, in Folge weiter gehender Aufnahme von Wasser, so wird die tropfenartige Ausbuchtung immer grösser und erfährt schliesslich Veränderungen, wie sie in ihren zahlreichen Erscheinungsarten zunächst beschrieben werden sollen und in Fig. 11a—f an einem ausgewählten Beispiel dargestellt sind.

Der Tropfen (Fig. 11a) entspricht dem soeben geschilderten Stadium. Auf der Grenze zwischen Alveolarwaben und Entoplasma fällt durch seine Grösse ein Flüssigkeitstropfen besonders auf, welcher sehr rasch wächst und zwar, wie man sich durch Beobachtung leicht überzeugen kann, dadurch, dass die unmittelbar angrenzenden Vacuolen des Alveolarsaums mit ihm zusammenfliessen. Hierdurch wird das verflüssigte Protoplasma entschaumt, und die plasmatische Gerüstsubstanz, welche sich nicht mit dem Wasser mischt, fliesst zu einer structurlosen, zähflüssigen Masse zusammen, die sich zwischen dem Flüssigkeitstropfen *v* und der cilientragenden Pellicula *p* ansammelt und an der Basis des Tropfens in das Entoplasma (*ent* Fig. 11b) übergeht (*p*). Dieser Entschäumungsprocess schreitet so lange fort, bis der Tropfen *v* so gross geworden ist, dass er nunmehr die Oberfläche des Bruchsacks berührt; noch ein Moment — und dann reisst an dieser Stelle die verflüssigte Pellicula durch, und die Vacuole *v* entleert sich in das umgebende Medium. Damit ist das Plasma, welches eben noch den Tropfen umschloss, in directe Berührung mit dem umgebenden Medium getreten. Da es sich aber nicht mit demselben mischt, selbst jedoch eine Flüssigkeit ist, so nimmt es dem entsprechend sofort Tropfenform an und bildet auf seiner Oberfläche eine Membran, welche continuirlich in die verflüssigte Pellicula übergeht. Letztere hat ihren membran-

artigen Charakter vollständig verloren. Sie kann nicht mehr isolirt werden, was sich ergibt, wenn man einen Protoplasmatropfen, wie wir solche bruchsackartige Verflüssigungscentren, die sich auch loslösen, bezeichnen wollen, zerdrückt. — Sofort strömt natürlich auch das Protoplasma von innen her auf die Stelle, an welcher sich die Vacuole entleerte, zu und die Folge davon ist, dass die vorgewölbte Partie Stadien, wie eines derselben in Fig. 11c dargestellt ist, nur kurz passierend, in Folge der horizontalen Ausbreitung des Protoplasmas durch Druck, allmählich eine Gestalt annimmt, wie sie in Fig. 11d wiedergegeben worden ist. Dadurch ist das Entoplasma, welches eben noch in centralen Theilen des Körpers lag, an die Peripherie und damit auch in directe Berührung mit dem Wasser gelangt, dessen Einfluss sich sofort in derselben Weise wie auf den Alveolarsaum bemerkbar macht: es diffundirt reichlich Wasser in das Protoplasma und veranlasst seine Aufquellung unter Vergrösserung der Waben und Verflüssigung des Gerüstwerks. Die fortwährend nach dem Rand gerichteten Ausbreitungsströme (s. S. 320—322) und die hier grössere, dort wieder geringere Flüssigkeit des Protoplasmas haben natürlich fortwährende Verschiebungen der Oberfläche zur Folge; dauernd verändert ihr Umriss seine Gestalt (Fig. 11e): breite, tropfenförmig runde, vorübergehend sogar lappige Fortsätze brechen an den verschiedensten Stellen pseudopodienartig hervor, bald nur langsam sich von ihrer Unterlage erhebend, bald ruckartig hervorschiessend. Sie selbst können wieder secundäre Fortsätze entwickeln, die nach und nach immer mehr Entoplasma aufnehmen oder sich auch vollständig loslösen, wobei sie stets Kugelgestalt annehmen (Fig. 11f). Das weitere Schicksal solch isolirter Protoplasmatropfen werden wir später kennen lernen.

Auf diese Weise ist schliesslich das in Fig. 11e wiedergegebene Bild in das in Fig. 11f dargestellte übergegangen: der Tropfen *e*, aus hervorgequollenem Entoplasma bestehend, hat sich losgelöst, ebenso das entschaumte Plasma der Alveolarwaben, welches den Tropfen *a* (Fig. 11e) zum Theil bildete, und liegt jetzt als homogen aussehender Tropfen *a'*, der nur noch eine Vacuole enthält, isolirt im Wasser. Das früher unterlagernde Plasma ist bereits zur Bildung der neuen Tropfen *a''—a'''* vorgeflossen, *a'''* ist gerade im Begriff, sich in zwei neue Tropfen durchzuschneiden, der Tropfen *c* ist in 3 kleine (*c'*—*c'''*) zerfallen und *d* eben in Loslösung begriffen. Daneben liegt ein unförmiger Protoplasmafetzen, der Rest eines ausgeflossenen Tropfens, und ein anderer, der sich von *d* abgeschnürt hatte, löst sich gerade los. Nie tritt im Ver-

lauf dieser Veränderungen ein Stillstand ein, überall sind Bewegungen und Verschiebungen im Gange, die nur in ihrer Intensität verschiedenen sind.

Für den Zerfall des Protoplasmas in einzelne Tropfen musste stets das Platzen von Vacuolen, welche an ihrer Basis lagen, verantwortlich gemacht werden. Mitunter konnten wohl auch Ausbreitungsströme, wenn sie sehr heftig auftraten, dieselbe Wirkung haben, doch schien dieser Fall nur selten einzutreten. Wenn wir z. B. die basale Zone des Tropfens *e'* (Fig. 11f) betrachten, so sehen wir in derselben zahlreiche grosse Flüssigkeitstropfen dicht an einander gelagert. Es brauchte nur das dünne Plasmahäutchen, welches die randliche Vacuole vom umgebenden Medium trennte, durchzureissen, und dasselbe Schicksal ereilte der Reihe nach alle angrenzenden Flüssigkeitstropfen, die sofort in die Begrenzung eintraten.

Durch diese Ausbreitung des Protoplasmas hat das Infusor in weitgehendstem Maasse dem Deckglasdruck nachgegeben, sich gewissermaassen von ihm befreit, indem es einen Theil seiner lebendigen Substanz opfert, so dass es nunmehr unter der Wirkung der lebhaft schlagenden Cilien der intacten Partien mehr oder minder weit gehende Excursionen zu machen im Stande ist. Bald hierher, bald dorthin einen Vorstoss versuchend, ist das Thier stets bemüht, in der Richtung, entgegengesetzt der Verflüssigungszone, wegzuschwimmen. Endlich gelingt es ihm, die sichtbar grosse Kraft, mit der es an der zerflossenen Masse festklebt, zu überwinden, und so schält es sich langsam aus dem verflüssigten Plasma heraus, glättet seine Oberfläche und schwimmt weg. Merkwürdiger Weise besass gerade bei diesem Exemplar der in der Regel wurst- oder bandförmige Kern eine nach der linken vordern Peristomecke, in welcher auch zuerst die Verflüssigung auftrat, gerichtete Zipfelbildung. Ob es sich dabei um eine durch frühere Verletzungen erzeugte Anomalie handelte oder um einen erst durch den Druck erzeugten Defect, vermag ich nicht anzugeben. Jeden Falls zeigte dieser Kernzipfel auch später ein Verhalten, wie es sonst niemals bei einem Kern beobachtet wurde.

In der früher geschilderten Weise trat in dieser Peristomecke ein Verflüssigungscentrum auf, und dieses verflüssigte Protoplasma floss tropfenartig vor. Der betreffende Kernzipfel streckte sich in die Länge, seine Verbindungsbrücke mit dem übrigen Kern wurde immer schmaler und riss schliesslich durch; der losgelöste Kerntheil nahm eiförmige Gestalt an und trat in das verflüssigte Plasma ein. Inzwischen hatte sich die Thätigkeit der Wimpern und Membranellen auf ein Maximum gesteigert, und während das verflüssigte Plasma wie festgeklebt liegen

blieb, entfernte sich das Thier immer weiter, unter gleichzeitiger Verschmälerung der plasmatischen Brücke zwischen Körper und verflüssigtem Plasma. Ab und zu löste sich noch eine weitere Partie Protoplasma los und blieb als knotenartige Anschwellung auf dem immer dünner werdenden Faden zwischen der abgestossenen Masse und dem sich entfernenden Infusor liegen. Schliesslich riss die Brücke durch. Der Endfaden bestand aus vollkommen strukturlosem, mattblau schimmerndem Plasma, ab und zu mit kleinen Verdickungen, zum Theil Körnchen, wie sie dem Gerüstwerk der Waben eingelagert sind, zum Theil isolirte Wabenvacuolen oder grössere, hohl erscheinende, stark lichtbrechende Excretkörner (Fig. 13a). Alsbald begann der Endfaden, an sich selbst hinabfliessend, gegen die ihm zunächst liegende Anschwellung hin einzuschmelzen und bildete zuerst vor derselben eine spindelförmige Verdickung und wurde schliesslich vollständig in den Tropfen aufgenommen. Letzterer rundete sich vollkommen ab. Nachdem mittler Weile auch das kleine Plasmahäufchen *c* sich mit *a* vereinigt hatte, waren nur noch die beiden grossen Tropfen *a* und *b* vorhanden, mit einander verbunden durch einen sehr dünnen, rein plasmatischen und strukturlosen Strang. Während nun in dem deutlich wabig structurirten Tropfen *a* keine bestimmt gerichteten Strömungen zu erkennen waren, sondern einzelne, wohl durch Platzen von Wabenwänden in Vacuolen gelangte Körnchen, sich langsam in denselben hin und her schoben, floss in *b* das ebenfalls deutlich wabige Protoplasma nach Art eines Ausbreitungsstromes gegen *a* hin, wobei also das Ausbreitungscentrum am obern Pol von *b* lag. Die Strömungen verliefen relativ langsam, so dass sie sehr schön studirt werden konnten. Ab und zu wanderte ein Körnchen oder eine Vacuole auf der dünnen Plasmabrücke zwischen beiden Tropfen nach *a* hinüber. Die hierdurch erzielte Annäherung von *b* an *a* war schliesslich so vollständig geworden, dass die Tropfen bei ihrer Berührung zu einer grossen Plasmakugel zusammenflossen. Was in diesem Fall das Ausbreitungscentrum verursacht haben mag, weiss ich nicht anzugeben, da ich nirgends ein Zerplatzen von Waben bemerken konnte. Etwas excentrisch lag in diesem Tropfen das erwähnte, fein granulirt aussehende Kernfragment, nunmehr eine vollkommene Kugel, umhüllt von der dicken, dunklen Kernmembran. In dem durch Zusammenfluss entstandenen Tropfen waren zwar noch Strömungen des Plasmas zu erkennen, doch zeigten sie keine Regelmässigkeit, hatten auch keine Locomotion zur Folge (Fig. 13b).

Da nun alle Protoplasmatropfen von *Bursaria*, wie sie auch entstanden sein mögen, stets auf dieselbe Weise zu Grunde gehen, sollen

die Zerfallserscheinungen an diesem Tropfen, an dem sie ebenfalls genauer studirt wurden, erläutert werden.

Durch Messung wurde auf diesem Stadium (Fig. 13b) der Durchmesser des Tropfens und des Kerns bestimmt. Nach einiger Zeit, über welche sich leider keine Angabe in meinen Aufzeichnungen findet, hatte der Durchmesser des Tropfens um 14,3 Proc. zugenommen. Druckwirkung war ausgeschlossen, da das Deckglas mit einem Paraffinrand angeschmolzen war. Ab und zu flossen einige der in ihm suspendirten Vacuolen, welche wir als angeschwollene Wabenvacuolen des Entoplasmas auffassen müssen, zu einer grössern zusammen, hier und da entleerte sich auch eine nach aussen, aber sofort trat das Protoplasma wieder in die Begrenzung ein. Da mit dem Austritt der Vacuolenflüssigkeit, die längs der Oberfläche des Plasmotropfens abfloss, das Auftreten von Strömungserscheinungen, wie sie anderweitig zur Beobachtung kamen, nicht verbunden war, also vor allem Ausbreitungscentren fehlten, so konnte die entleerte Flüssigkeit von reinem Wasser nicht sehr verschieden gewesen sein, da sie andern Falls an der Grenzfläche des umgebenden Mediums mit dem Plasma eine Aenderung der Oberflächenspannung und damit auch eine Ausbreitungsströmung hätte hervorbringen müssen. Allmählich begannen die eingelagerten Körnchen in raschere Molecularbewegungen einzutreten, der Flüssigkeitsgrad des Tropfens nahm offenbar stetig zu. Die feinwabige Structur des Entoplasmas war nicht mehr zu erkennen, es erschien als homogene Masse. Innerhalb der Kernmembran trat allmählich an der bezeichneten Stelle (Fig. 13b) eine Flüssigkeitskuppe auf, in welcher alsbald von der granulirt erscheinenden Kernmasse losgesprengte Körnchen in BROWN'scher Bewegung umhertanzten. Die Tropfenmembran zeichnete sich durch zunehmend dunklere Farbe aus. Weitere Messungen ergaben nach einiger Zeit eine Mehrzunahme des Tropfendurchmessers um 6,25 Proc. Inzwischen war der Durchmesser der Kernkugel ebenfalls von seiner Anfangsgrösse um 13,3 Proc. gewachsen, die Flüssigkeitsansammlung war immer grösser geworden, und immer weiter hatte der Zerfall in die Kernmasse hineingefressen. Wenige Momente später platzte der Tropfen, und zwar, wie deutlich zu sehen war, dadurch, dass eine der wenigen noch vorhandenen Vacuolen an den Rand getreten war und sich entleert hatte. Jetzt erfolgte kein Verschluss dieser Stelle mehr, sondern die gesammte Tropfenmasse floss wie eine angestochene, von fester Membran umgebene Flüssigkeitsblase mit sehr leichtflüssigem Inhalt aus. Die an der Peripherie gelegenen Körnchen zerstreuten sich in Molecularbewegung im um-

gebenden Medium, und das ausgeflossene Plasma bildete eine breite, kuchenartige Masse von unregelmässiger Gestalt. Alle Vacuolen waren verschwunden. Allmählich kam die BROWN'sche Bewegung in den centralen Theilen zur Ruhe, während sie in den peripheren noch lange zu verfolgen war. Wurde durch Klopfen mit einer Nadel auf den Objectträger eine Erschütterung bewirkt, so konnte auch in den centralen Partien die Molecularbewegung wieder entfacht werden, jeden Falls ein Beweis, dass ihre Sistirung nicht auf einer Gerinnung des Plasmas, die durch nichts angedeutet war, beruhte.

Was man sich auch als Ursache des Molecularbewegung denken mag, die, wie die Versuche REGNAULD's, CHR. WIENER's und S. EXNER's (39) gezeigt haben, durch recht verschiedene Factoren hervorgebracht werden kann — in letzter Instanz scheint nach den heutigen Erfahrungen ihre einzig denkbare Ursache doch nur in einer innern, dem Flüssigkeitszustand eigenthümlichen Bewegung zu bestehen, die unserm Auge unsichtbar bleibt, weil nirgends die zum Unterscheiden einer sich verschiebenden Grenze nöthige optische Discontinuität vorhanden ist. Jeden Falls wird die Bewegung, wie EXNER gezeigt hat, durch die Viscosität der Flüssigkeit beeinträchtigt und kann aus der mehr oder minder raschen Abnahme ihrer Geschwindigkeit direct auf die grössere oder geringere Flüssigkeit des Plasmas geschlossen werden.

Ob Gerinnung eingetreten ist, ergiebt sich stets aus dem Ausbleiben der Molecularbewegung bei mechanischen Eingriffen.

Wie bemerkt, war der Tropfen vollständig ausgeflossen, nichts war zurückgeblieben als das vielfach gefaltete Oberflächenhäutchen und der in Auflösung begriffene Kern. Sobald nun letzterer allseitig von Wasser umspült war, begann der erwähnte Zerfallsprocess unter weiterer Volumvergrösserung sich sehr rasch durch den ganzen Kern auszubreiten, und schliesslich stellte er nur noch eine von der Kernmembran umhüllte Flüssigkeitsblase dar, in welcher eine Unmenge kleiner, runder Körnchen in heftiger Molecularbewegung herumvibrierten. Sehr rasch wurden die Contouren des zurückgebliebenen Tropfenhäutchens immer verschwommener, es blasste mehr und mehr ab, und schliesslich war es vollständig verschwunden. Der Kern hatte sich inzwischen nicht verändert. Kurze Zeit darauf riss die Kernmembran ein, der Inhalt floss aus und mischte sich mit dem umgebenden Wasser. Die Kernmembran blieb unverändert. Die einzige Literaturangabe über ein ähnliches Verhalten des Kerns bei andern Infusorien im Verlauf des Zerfliessens bei Wasserverdunstung finde ich bei ZENKER (74), der den Kern ebenfalls zerplatzen sah.

Diese Vorgänge hatten sich im Verlauf von ungefähr  $1\frac{1}{2}$  Stunde abgespielt. Bei einer Durchmusterung des Präparats fanden sich an den verschiedensten Stellen zerstreut Protoplasmatropfen in allen möglichen Stadien des Zerfalls. Sie alle verdankten ihre Entstehung einem partiellen Zerfliessen des Infusors, das sich nach Zerstörung einzelner Partien von diesem loslöste und weiter lebte. Denn es wurde die *Bursaria*, eben im Begriff sich aus einer zerflossenen Partie herauszuschälen, noch lebend aufgefunden, allerdings an Volum bedeutend reducirt und mit den weitgehendsten Veränderungen an dem peristomalen Wimperapparat, der sich ebenfalls zum grössten Theil losgelöst hatte und zu Grunde gegangen war. Der Kern bestand aus drei verschieden grossen ovalen Abschnitten, die durch die fadenartig ausgespannene Kernmembran noch mit einander in Verbindung standen. Nach Verlauf einer weitem  $\frac{1}{2}$  Stunde ungefähr lag die *Bursaria* regungslos an einer Stelle, eine kleine, durch und durch vacuoläre Kugel, da und dort noch mit Wimpern und spärlichen Resten der adoralen Wimperzone besetzt, deren Membranellen noch lebhaft schlugen. Als bald begann auch dieses Trümmerstück von einer *Bursaria* unter den bekannten Erscheinungen zu einer formlosen klumpigen Masse zu zerfliessen. Zur Abschnürung einzelner Plasmotropfen kam es nicht mehr. Durch Platzen der Vacuolen wurde das Protoplasma an der Peripherie vollständig entschaumt, zum Theil verquoll es auch unter den bekannten Erscheinungen zu einer homogen aussehenden Gallerte, während die centralen Theile unter Gerinnung und Beibehaltung ihrer Structur zu einer plasmodienartig, netzig verzweigten Masse aus einander liefen, die von der dicken, structurlosen Hülle des colloidalen, entschaumten oder verflüssigten Plasmas umgeben war. Da das Bild des zerstörten Plasmas ganz dasselbe ist, wie wir es bei Behandlung mit chemischen Agentien wieder antreffen werden, habe ich keine besondere Figur beigegeben. Zur Anschauung mag Fig. 48 herangezogen werden.

Es ist eine ganz merkwürdige Erscheinung, die uns bei leicht zerfliesslichen Ciliaten noch oft begegnen wird, dass beim Zugrundegehen grösserer Protoplasmapartien die peripheren Theile eine vollständige Zerstörung ihrer Structur und Verflüssigung der plasmatischen Substanz erfahren, während die centralen Partien nach einiger Zeit unverändert gerinnen.

Wenn man bei einem Erklärungsversuch dieser Erscheinung mit unbekanntem chemischen Veränderungen des Protoplasmas beim Lösungsvorgang operiren will, so könnte man allerdings annehmen, dass die

chemische Beschaffenheit des Protoplasmas allein durch den Druck so verändert wird, dass ein oder mehrere in  $H_2O$  leicht lösliche Körper entstehen; wenn dann die Lösung einen gewissen unbekanntem Concentrationsgrad erreicht, könnte sie wie ein Gerinnungsmittel auf das übrige, noch wenig veränderte Plasma wirken. Dass allein durch den Druck bedingte chemische Umlagerungen im Protoplasma stattfinden, ist gar nicht unwahrscheinlich, wenn wir nur bedenken, dass das in die schlauchförmige Pellicula eingeschlossene Protoplasma mit dem Deckglasdruck zugleich eine bedeutende Erhöhung seines Binnendrucks erfährt, dem durch Dehnung der Pellicula allerdings in gewissem Grade nachgegeben wird.

Wenn ich über den eventuell durch Spaltung entstandenen chemischen Körper eine Vermuthung aussprechen darf, so möchte ich an Kohlensäure denken. Auch durch eine andere Ueberlegung, die sich auf viel positivere Gründe stützt, wird es wahrscheinlich, dass in den vor der unmittelbaren Berührung mit dem Athemwasser abgeschnittenen centralen Theilen eine Anhäufung von  $CO_2$  stattfindet, welche die Coagulation der Eiweisskörper des Protoplasmas bedingt. Denn  $CO_2$  ist ein Gerinnungsmittel. Ich komme hierauf später zurück.

Wie nun die bei langsamem Zerfliessen entstehenden Protoplasmatropfen in ihren Details auch beschaffen sein mögen, ob sie einen durch Entschäumung vollständig homogen gewordenen Inhalt besitzen (Fig. 11f a'), ob in einer homogen erscheinenden, wahrscheinlich aber fein emulsionsartig schaumigen Grundmasse vereinzelte Flüssigkeitstropfen vorkommen (Fig. 11f c), ob sie aus einem feinwabigen Entoplasma bestehen oder in ihnen ebenfalls grössere Vacuolen suspendirt sind, stets finden sie geradezu schematisch getreu auf die geschilderte Weise durch Auflösung ihren Untergang, sobald ihr protoplasmatischer Inhalt durch Wasseraufnahme auf diffusionellem Wege jenen Zustand erreicht hat, in welchem er nicht mehr im Stande ist, den Functionen der lebendigen Substanz nachzukommen, also vor allem das aufgenommene Wasser wieder abzugeben, d. h. den Stoffwechsel zu reguliren. Von diesem Augenblick ab verhalten sich die Protoplasmatropfen wie leblose, quellbare, colloidale Körper mit einer, wenn auch in Wasser nicht sehr leicht löslichen Gerüstsubstanz.

Ich hebe ausdrücklich hervor, dass die Zerfliessungserscheinung nur dann den geschilderten Verlauf nimmt, wenn die Thiere mit einem schwachen Anfangsdruck belastet werden. War der Deckglasdruck von Anfang an so gross, dass die Thiere sich nicht mehr von ihm befreien konnten, so breitet sich der Verflüssigungsprocess von einem Verquellungscentrum aus sehr rasch über die peripheren Plasmenschichten aus, während die centralen Theile alsbald gerinnen. Principiell ist der Effect derselbe.

Nicht uninteressant ist die durch mehrere Beobachtungen festgestellte Thatsache, dass mitunter, wenn das Thier rasch gepresst wurde, das Alveolarwerk der dem Druck am meisten ausgesetzten, dem Deckglas unmittelbar anliegenden Partie einfach in einander platzte. Es entstand dadurch ein mitten im Protoplasma gelegener, mit dem Enchylema und dem wässrigen Inhalt der vacuolären Blasenräume des Entoplasmas erfüllter Flüssigkeitstropfen, der nach allen Seiten hin, Ekto- und Entoplasma zerstörend, um sich frass, endlich die Oberfläche des Infusors erreichte, den Alveolarsaum sprengte und sich nach aussen ergoss. In diesem Fall floss das plasmatische Gerüstwerk nicht zu einer entschaumten Masse zusammen, wie dies oben für bereits gequollenes Protoplasma geschildert wurde, sondern es blieb mitsammt seinen körnigen Einlagerungen als verworren fädiges Gerinnsel, zu Klümpchen zusammengeballt, an der Stelle, wo es eben noch die Wände eines Schaumwerks gebildet hatte, liegen. Nirgends trat ein Körnchen in Molecularbewegung in den Enchylematropfen ein, alles war momentan geronnen. Es ist diese Thatsache nicht unwichtig für die Beurtheilung der Natur des Protoplasmas. Denn es folgt hieraus, dass nur unter Einwirkung eines bestimmten Druckes verflüssigtes und durch Wasseraufnahme vorher verändertes Plasma sich zu lösen vermag.

Durch Zusatz einiger Tropfen absoluten Alkohols konnte in dem veränderten Protoplasma, falls es nicht schon zu dünnflüssig geworden war, unter gleichzeitiger Schrumpfung und Gerinnung eine sehr schöne Wabenstructur sichtbar gemacht werden. Diese Thatsache ist wichtig für die Beurtheilung der Lösungen colloidaler Körper im Allgemeinen. Es handelt sich hierbei sicherlich nicht um einen Entmischungsvorgang, vielmehr scheint mir diese Beobachtung darauf hinzuweisen, dass eben das gallertige Protoplasma keine homogene Masse ist, sondern in Wirklichkeit einen emulsionsartigen Bau besitzt, der Mangels jeder optischen Discontinuität zwischen gequollenem Plasma und dem in Form von Flüssigkeitstropfen darin suspendirten Enchylema und Lösungsmittel einfach von unserm Auge nicht wahrgenommen werden kann, durch den dem Plasma wasserentziehenden Alkohol dagegen sichtbar gemacht wird, ähnlich wie dies BÜTSCHLI (13) für eine Reihe von Gallerten wahrscheinlich gemacht hat. Weitere Untersuchungen mit verschiedenen Concentrationen von Alkohol und andern Gerinnungsmitteln werden hierüber noch Klarheit zu schaffen haben.

Mit einem Worte muss ich noch jener Vorgänge im Protoplasma gedenken, welche zur Entwicklung der S. 313 beschriebenen Ober-

flächenveränderungen im Bereich einer Verflüssigungszone die Ursache abgeben. Es scheint mir unmöglich, alle die erwähnten Oberflächenverschiebungen, vor allem die Bildung der secundären pseudopodienartigen Fortsätze aus primären, tropfenartigen Erhebungen, ausschliesslich auf die horizontale Ausbreitung des Protoplasmas zurückzuführen, somit als directe und einzige Wirkung des Druckes zu erklären, wonach das Protoplasma wie jede beliebige mit Druck belastete Flüssigkeit vom Orte grössten nach den Stellen kleinsten Druckes hin fliesst, weil hierbei die überall in ausgiebiger Weise auftretenden Strömungserscheinungen vollständig unberücksichtigt bleiben würden. Diese Strömungserscheinungen, welche genau in derselben Weise auch an vollständig isolirten, nicht mehr unter der Druckwirkung stehenden Protoplasmatropfen zu bemerken sind, verlaufen nach Art der von QUINCKE (59) an Oeltropfen und BÜTSCHLI (11) an Oelseifenschaumtropfen studirten Ausbreitungsströme, wie sie als solche von QUINCKE und BÜTSCHLI, von BERTHOLD (3) als „Emulsionsbewegungen“ und von LEHMANN (39) als Contactbewegungen beschrieben worden sind und bei localer Erniedrigung der Oberflächenspannung an der Grenze zweier Flüssigkeiten durch eine dritte, die mit der einen von beiden eine niedrigere Oberflächenspannung besitzt als die andere, entstehen. In einem axialen Strom fliesst das Protoplasma zur Oberfläche, um, hier angelangt, in seitliche, rückläufige Abströme umzubiegen und längs der Tropfenoberfläche vom Ausbreitungscentrum aus nach hinten wieder abzufließen.

Schon QUINCKE (59, p. 640) hat gelegentlich Eigenbewegungen ausgeflossener Protoplasmatropfen im umgebenden Wasser beobachtet. Die erwähnten Strömungserscheinungen im Innern des Tropfens scheint er jedoch nicht gesehen zu haben; denn ich finde keine Angabe, die sich auf sie beziehen könnte. Dagegen bemerkt er zur Erklärung der Bewegung des Tropfens im umgebenden Medium Folgendes: „Es unterliegt keinem Zweifel, dass dünne Oellamellen diese Blase (die abgekugelten Protoplasmatropfen) abgrenzen und dass an der Oberfläche dieser Oellamellen periodische Ausbreitung von allmählich gebildeter Eiweisseife auftritt“ (p. 641). Die Eiweisseife denkt er sich entstanden durch die Einwirkung des Eiweisses im Protoplasma auf die „Oellamelle“ (p. 615). Indem sich die Lösung von Eiweisseife auf der Grenzfläche von Oel und Protoplasma ausbreitet, bedingt sie eine Herabsetzung der Oberflächenspannung der Oellamelle, was eine Bewegung zur Folge hätte. Dem ist nun sicher nicht so. Die geforderte Oellamelle ist durchaus hypothetisch.

Wie man sich an isolirten Tropfen leicht überzeugen kann, ist vielmehr die Entstehung der Strömungserscheinungen ausschliesslich an das Platzen randlicher Waben, resp. an die Peripherie getretener

Vacuolen des Entoplasmas und das Streben des letztern, sofort wieder Tropfenform anzunehmen, gebunden. Die Sache liegt meiner Meinung nach so, dass durch das beobachtete Platzen einer randlichen Vacuole, ähnlich wie bei den BÜTSCHLI'schen Oelseifenschaumtropfen, das Enchylema nach aussen tritt, sich auf der plasmatischen Oberfläche des Tropfens ausbreitet und längs seiner ganzen Berührungsfläche mit letzterm eine Verflüssigung der zähern Oberflächenschicht und Verminderung der Oberflächenspannung hervorruft, wobei allerdings angenommen werden muss, dass das Enchylema mit dem Plasma eine geringere Oberflächenspannung besitzt als das umgebende Medium. Ich kann auf eine weitere Erörterung der hierdurch bewirkten Veränderungen verzichten, da sie von BÜTSCHLI (11, p. 142) ausführlich dargelegt wurden. Im Allgemeinen sind die so entstandenen localen Ausbreitungsströme nur von kurzer Dauer und geringer Intensität, können jedoch durch abermaliges Platzen der neuen, randlichen Vacuolen eine beträchtliche Energiesteigerung erfahren, so dass es zur Ausendung pseudopodienartiger Fortsätze kommt. Sie treten spontan an Protoplasmatropfen auf, welche bisher von Strömungserscheinungen nichts erkennen liessen. Jedoch ist zu bemerken, dass, sobald das Protoplasma einen gewissen Verflüssigungsgrad erreicht hat, Vacuolen sich zwar entleeren können, wie zuvor, aber es kommt nicht mehr zur Entwicklung eines Ausbreitungscentrums an der betreffenden Stelle. Es ist auch leicht verständlich weshalb, und ich habe schon S. 316 auf die wahrscheinliche Ursache dieser Erscheinung hingewiesen. Meine Ansicht — die ich mit BÜTSCHLI theile —, dass die durch das ausgetretene Enchylema bedingte locale Veränderung der Oberflächenspannung an der Grenze von Plasma und Wasser die einzige Ursache der Strömungserscheinungen ist, erhält durch diese Beobachtung eine indirecte Bestätigung.

Selbstverständlich ist die Abkuglung des Protoplasmas kein Contractionsvorgang, als welchen VERWORN sie immer wieder beschreibt, sondern eine directe Folge des überall gleichen, nach innen gerichteten Capillardrucks, der seinen Ausdruck in der allseitig gleichen Oberflächenspannung des im Wasser suspendirten Protoplasmas findet.

DUJARDIN hatte diese Art des Zerfliessens ebenfalls als „décomposition par exsudation“, die dabei auftretenden Tropfen als Sarcodetropfen bezeichnet; wie wir gesehen haben, mit weit mehr Berechtigung, als die Inter-alveolartropfen von *Paramaecium*, von welchen er sie nicht unterschied, ebenso wenig wahrscheinlich auch MAGGI (43).

Bei Vitalfärbung mit den bekannten Lösungen von Neutralroth treten, ähnlich wie bei *Paramecium*, neben den tingirbaren Nahrungsvacuolen im Körper von *Bursaria* durchaus regelmässig den Cilienfurchen entlang angeordnete, roth gefärbte homogene Tröpfchen auf, welche hier bestimmt (Fig. 14) in den Knotenpunkten zusammenschliessender Wabenkanten innerhalb des Alveolarsaums liegen, mit der Zeit an Grösse rasch zunehmen und schliesslich auch im Entoplasma an beliebigen Stellen auftreten. Sie sind jedoch nicht identisch mit den früher erwähnten, granulaartigen Einlagerungen der Wabenwände. Es waren auch hier keine präformirten Gebilde, die farbstoffspeichernd gewirkt hätten, sondern sie entstehen erst bei Zusatz von Neutralroth. Bei andern Thieren wieder fehlte eine derartig regelmässige Reihenanordnung rother Tröpfchen durchaus. Die rothen Tropfen zeigen beim Zerfliessen und schon vorher im nicht gepressten Thier nach einiger Zeit recht merkwürdige Zerfallserscheinungen, von denen ich in Fig. 15 und 16 eine fortlaufende Reihe der auf einander folgenden Stadien wiedergegeben habe, während in Fig. 17 beliebige solche Zerfallsformen, wie man sie im zerfliessenden Protoplasma findet, abgebildet sind. Alle die faden-, schleifen-, bretzel-, posthorn-, achter-, sichel-, S förmigen und andere vielfältig gestalteten Gebilde gehören hierher. Die Verfolgung der einzelnen Entwicklungsstadien erinnert ausserordentlich lebhaft an die Theilung von Chromosomen. Mit der Fragmentirung ist stets eine allmähliche Entfärbung verbunden. Alle diese Zeretzungsfiguren liegen in kleinen Flüssigkeitstropfen, die sich Anfangs lebhaft roth tingiren in dem Maasse, als der Farbstoff in dem Tröpfchen schwindet. Schliesslich blassen auch sie ab, und überall findet man dann im zerflossenen Protoplasma Ausscheidungen von krystallisirtem Neutralroth. Es ist mir aus der Literatur keine Erscheinung bekannt, abgesehen von der Chromosomentheilung, in welcher etwas Aehnliches beobachtet wäre. Meiner Ansicht nach handelt es sich um einen Verquellungsvorgang mit mehr oder weniger vollständiger Auflösung. Ueber die chemische Natur dieser Körper habe ich nichts ermittelt. Man könnte an myelinartige Bildungen denken. Genaueres wäre jedoch erst festzustellen. Aehnlich wie bei *Paramecium* geht dieser Zeretzungsvorgang mitunter explosionsartig vor sich unter Zerfall in eine Reihe körniger Fragmente, die alsbald verschwinden.

#### D. Die an *Bursaria* sich anschliessenden Formen.

Von den untersuchten Ciliaten gehören hierher: die Heterotrichen *Climacostomum virens* EHRBG., *Stentor coeruleus* und poly-

*morphus* EHRBG., *Spirostomum ambiguum* EHRBG. sp., die Holotrichen *Lionotus anser* und *fasciola* EHRBG. sp. und *Dileptus anser* O. F. M. sp.

*Climacostomum virens* verhält sich genau wie *Bursaria*.

*Stentor coeruleus* und *polymorphus*. Zur Kenntniss der Structur des Protoplasmas dieser beiden Formen hebe ich hervor, dass beide von einem relativ sehr dünnen und entsprechend fein structurirten Alveolarsaum umgeben sind, dessen Wabenwände bei *St. coeruleus* im Gegensatz zu der andern Art dichte Einlagerungen discreter blauer Pigmentkörnchen enthalten. Darunter breitet sich eine relativ dünne Schicht homogen erscheinenden Corticalplasmas aus, welche bei beiden Arten am Hinterende beträchtlich verdickt ist. Das feinwabige Entoplasma ist von zahlreichen, in ihrer Grösse recht variablen Flüssigkeitsvacuolen durchsetzt und nimmt, je nach ihrer Zahl, einen mehr oder weniger grob netzig schaumigen Charakter an; jedoch zeigen die einzelnen Individuen grosse Verschiedenheiten in der Deutlichkeit und dem Grad dieser Ausbildung.

Beim Pressen nimmt, noch bevor sichtbare Veränderungen des Alveolarsaums auftreten, der wabig netzige Bau des Entoplasmas durch Volumzunahme der Wabenvacuolen an Uebersichtlichkeit auffallend zu, und zwar einmal dadurch, dass bei normaler Wasseraufnahme durch den Mund die regelmässige Abgabe desselben durch die contractile Vacuole unterbleibt, wie deren bedeutend herabgesetzte Frequenz beweist, andererseits aber auch dadurch, dass benachbarte kleinere, durch das lamellenartig gedehnte, feinvacuoläre Entoplasma getrennte Flüssigkeitsräume in einander durchbrechen, wodurch das Entoplasma auf ein netzig angeordnetes Strangwerk reducirt wird, das nunmehr allseitig von mehr oder minder continuirlichen Saftäumen umspült wird. Solche Zustandsänderungen treten in den mit dem grössten Druck belasteten Protoplasmapartien zuerst auf, breiten sich jedoch meist nur über ein beschränktes Gebiet aus, entwickeln sich aber unabhängig von einander an den verschiedensten Stellen, so dass das Infusor alsbald von grössern oder kleinern Flüssigkeitsräumen durchsetzt ist.

Wie bei den seither betrachteten Formen bestehen die ersten Oberflächenveränderungen auch hier in einer Verflüssigung der Pellicula und einer damit verbundenen Zerstörung des Alveolarsaums. Letztere kann auf zweierlei Weise geschehen: einmal kann eine plötzlich einsetzende und rapid zunehmende Wasseraufnahme innerhalb des Alveolarsaums erfolgen, wodurch die cilientragende Pellicula von der innern Alveolarlamelle abgehoben wird, und nachher erst erfolgt ein

Durchbruch der letztern, so dass das entströmende gequollene Cortical- und Entoplasma sich in dem interalveolaren Raum ausbreiten kann, wie wir dies bei *Paramaecium* als Regel angetroffen haben; oder die innere Alveolarmembran reisst ohne vorherige Tropfenbildung durch, und das angrenzende Cortical- und Entoplasma schiebt sich von allen Seiten her nach dieser Stelle hin und fliesst in den Raum zwischen den beiden Alveolarlamellen hinein, sich unter Zerreiſung der Structur des Alveolarsaums nach allen Seiten hin ausbreitend. Die Pellicula wölbt sich bruchsackartig vor und bildet so die Begrenzung einer veränderten Plasmapartie, welche durch Abrundung ihrer Oberfläche und Annahme von Tropfenform ihren Flüssigkeitscharakter documentirt. Im ersten Fall kommt es also vorübergehend zur Bildung richtiger Inter-alveolartropfen, im zweiten zur Bildung von Protoplasmatropfen wie bei *Bursaria*. Die Inter-alveolartropfen lösen sich nie vom Körper los, erreichen auch selten eine nennenswerthe Grösse, da alsbald das untergelagerte Protoplasma bruchsackartig hervorbricht und die Pellicula entweder zum Platzen bringt oder die interalveolare Flüssigkeit in einzelne Tropfen zersprengt, die dann wie Vacuolen dem Protoplasma eingelagert erscheinen. In vielen Fällen erhält sich auch die interalveolare Flüssigkeit als einheitlicher Tropfen oder Flüssigkeitsschicht zwischen Pellicula und dem von innen vorfliessenden Protoplasma. Da sich letzteres in diesem Zustand noch nicht mit Wasser mischt, so grenzt es sich durch eine feine plasmatische und flüssige Membran, die continuirliche Lage der randlichen Wabenlamellen, gegen den Inter-alveolartropfen ab, und dieser sitzt dann als hyaline und homogene Flüssigkeitskuppe dem Protoplasmatropfen auf (Fig. 18).

Beide Vorgänge, die zur Zerstörung des Alveolarsaums führen, treten bei beiden *Stentor*-Arten auf. Ob die Zerstörung auf die eine oder andere Weise geschieht, hängt nur von der Intensität des wirkenden Druckes ab. Wird das Thier plötzlich stark gepresst, so tritt an den vom Druck am stärksten betroffenen mittlern Körperpartien eine bedeutende Erniedrigung der Plasmaschichten ein und in Folge des randlichen Abströmens eine entsprechende Erhöhung derselben an dem weniger belasteten Rande. Während die festere Pellicula diesem Druck noch Stand zu halten vermag, reisst das zartere innere Alveolarsaumhäutchen durch, und so entstehen die Protoplasmatropfen, welche sich ganz wie die von *Bursaria* verhalten, indem jetzt erst die quellende Wirkung des Wassers sich bemerkbar zu machen beginnt. Ganz anders bei schwachem Druck. Er wirkt allmählich verflüssigend ebenso sehr auf das Plasma wie auf seine pellicularen Differenzirungen, und

so kommt es aus denselben Ursachen und auf dieselbe Weise wie bei *Paramaecium* zur Bildung der Inter-alveolartropfen. Während sich jedoch die innere Alveolarlamelle von *Paramaecium* als relativ widerstandsfähig gegen den lösenden Einfluss des aufgenommenen Wassers und schwer diffusibel für letzteres erwies, gestattet die viel zartere Alveolarmembran von *Stentor* eine reiche Diffusion der interalveolaren Flüssigkeit in die tiefer liegenden Plasmaschichten, indem sie (die Membran) selbst dabei rasch gelöst wird. In Folge dessen nehmen die dem Inter-alveolartropfen unmittelbar untergelagerten Schichten des Cortical- und Entoplasmas sehr bald einen gröber vacuolären, emulsionsartigen Charakter an, und wenn die innere Alveolarlamelle schliesslich zerstört ist, schiebt sich das gesammte, im Bereich eines Verflüssigungscentrums gelegene, schon sehr veränderte Innenplasma bruchsackartig vor (Fig. 18). Ob also zuerst ein Inter-alveolartropfen auftritt und erst später, nach Auflösung der innern Alveolarlamelle, das bereits gequollene Protoplasma in den Tropfen hineinfließt, oder ob die Alveolarlamelle sofort durchreisst und das noch unveränderte Protoplasma erst in dem interalveolaren Raum aufgelöst wird, ist durchaus gleichgültig. Der Effect ist genau derselbe wie bei *Bursaria*. Auf welche Weise ein Protoplasmatropfen entstanden ist, lässt sich leicht noch nach einiger Zeit an dem Vorhandensein oder Fehlen der erwähnten Flüssigkeitskuppe am peripheren Tropfenrand feststellen.

Die Art und Weise des Zerfalls solch verflüssigter Plasmapartien ist von *Bursaria* her hinreichend bekannt, so dass ich auf eine detailirte Schilderung verzichten kann. Wie dort können auch bei *Stentor* die Randpartien des vorgedrungenen Plasmas durch Platzen der Waben, in Folge Durchreisens der verflüssigten Pellicula resp. der an ihre Stelle getretenen flüssigen, aber verdichteten Plasmamembran der randlichen Wabenlamellen, eine mehr oder minder vollständige Entschäumung erfahren. Das entschaumte Protoplasma löst sich schliesslich vollständig im Wasser auf. Weiterhin kann allmählich eine in dem früher erörterten Sinn vollständige Absorption der Vacuolenflüssigkeit durch das Plasma stattfinden. Allen diesen, zur Zerstörung des Protoplasmas führenden Erscheinungsformen liegt das früher namhaft gemachte Princip der Quellung zu Grunde. So stellt denn zum Schluss die grosse Masse des Infusorienkörpers einen gestaltlosen Klumpen von zähflüssiger Consistenz dar, in welchem keine Structur sichtbar ist, durchsetzt von den körnigen Einlagerungen des Protoplasmas und ab und zu noch von einer Flüssigkeitsvacuole, welche wegen ihrer centralen Lage nicht nach aussen entleert wurde. Die

centralen Theile grösserer geschlossener Plasmapartien sind gewöhnlich geronnen. Es gilt auch hier das schon bei *Bursaria* bezüglich der wahrscheinlichen Erklärung dieser Erscheinung Erörterte. Bei Zusatz einiger Tropfen absoluten Alkohols schrumpft die Masse bedeutend, und eine stärker lichtbrechende, zu einem maschigen Wabenwerk verbundene Substanz tritt auf. Ich will nur noch hervorheben, dass auch bei *Stentor* ein Abstossen des hervorgedrungenen Protoplasmas stattfindet und von den intacten Partien eine zum Verschluss der Wundstelle führende Regeneration einer pellicularen Grenzmembran bis zu einem gewissen Grad eingeleitet wird. Im Allgemeinen scheint das Protoplasma von *Stentor* etwas wasserlöslicher zu sein als das von *Bursaria*; er schliesst sich in dieser Beziehung sogar schon sehr eng an das der *Hypotricha* an, welche darin das Höchste erreichen. Wenn an eine schon innerhalb der Pellicula verflüssigte Partie (Fig. 19), in welcher von Structur nichts mehr zu erkennen ist und in der alle Körnchen in BROWN'Scher Bewegung durch einander wimmeln, von innen her Protoplasma herantritt, welches noch seinen normalen wabigen Bau besitzt und durch eine deutliche Grenze gegen die verflüssigte Partie abgesetzt ist, so entleeren sich die vacuolären Flüssigkeitsblasen des letztern in die verflüssigte Masse gerade wie ins freie Wasser und mischen sich vollständig mit der plasmatischen Lösung, zu ihrer Verdünnung beitragend. Platzt dann die Pellicula, so strömt alles aus, und das nicht gelöste Plasma tritt in die Begrenzung ein.

Die eine Verflüssigungszone überkleidende Pellicula lässt noch lange Zeit die bekannte Abwechslung zwischen Rippen- und Zwischenstreifen deutlich erkennen. Entsprechend der Dehnung, welche die Pellicula erfahren hat, verlaufen die hellen Zwischenstreifen, von ihrer Eintrittsstelle in die verflüssigte Zone an (Fig. 20 *zi*), nicht mehr parallel, sondern divergiren ziemlich stark gegen den Rand hin. Die Rippenstreifen (*Ri*) haben eine entsprechende Breitenvergrösserung erfahren. Die in der Cilienfurche der Zwischenstreifen angeordneten Cilien sind meist abgefallen, nur wenige am Rand haben sich erhalten. Zum Theil sind sie auch in die Rippenstreifen übergetreten, wo man sie, mit ihrer Basis auf der Pellicula hin und her wandernd, noch lebhaft schlagend antreffen kann. Die unterhalb der nunmehr abgeflachten Cilienfurche verlaufenden Längsfibrillen (*Myoneme*) sind Anfangs noch deutlich, blassen aber immer mehr ab und sind schliesslich nicht mehr zu erkennen. Sehr häufig sieht man, wie die blauen Pigmentkörnchen in die Pellicula eintreten, in derselben eine Strecke weit fortwandern, dann sich loslösen und in das umgebende Medium eintreten, wo sie,

in tanzender Molecularbewegung sich zerstreuend, alsbald aus dem Gesichtsfeld verschwinden.

Im Gegensatz zu der gewöhnlich beobachteten Unveränderlichkeit der blauen Pigmentkörnchen beim Zerfliessen quollen dieselben in einem Fall bedeutend auf, nahmen einen rothbraunen bis gelben Ton an und zerfielen zuletzt in eine körnig gallertige Masse, die sich alsbald vollständig löste. Das Exemplar stammte aus einer alten, im Aussterben begriffenen Cultur.

Noch ein Wort über die contractilen Vacuolen. Bekanntlich besitzen beide *Stentor*-Arten in der linksseitigen Mundregion nahe an der adoralen Zone eine contractile Vacuole, welche von 2 zuführenden Canälen gespeist wird, von denen der eine, parallel dem linken Seitenrand hinziehend, bei völliger Ausbildung bis zum Hinterende reicht, während der zweite, der adoralen Zone parallel und etwas hinter ihr verlaufend, mit seinem distalen Ende um das Vorderende herumgreift und sich bis auf die rechte Seite ausdehnen kann. Nun wurde an gepressten Thieren, ähnlich wie bei *Paramaecium*, beobachtet, dass neben der normalen contractilen Vacuole sowohl auf der linken Seite des Thiers längs ihrer ganzen Ausdehnung als auf der rechten in in einem beschränkten vordern Bezirk neue Vacuolen in sehr variabler Zahl auftreten konnten, die an Volum die primären contractilen Vacuolen oft weit übertrafen, sich selbständig nach aussen entleerten und kurz darauf an derselben Stelle durch Zusammenfluss einer netzig spongiös gezeichneten, sehr wasserreichen Plasmapartie neu entstanden. Ihre Entleerungsfrequenz war sehr variabel. Es verflossen bis 4 Min. 12 Sec. zwischen je zwei Entleerungen, während eine andere Zählung der Frequenz derselben Vacuole 52 und 78 Sec. ergab. Ihre Gestalt war lang gestreckt ellipsoid bis ei- und kreisförmig, manchmal auch unregelmässig gelappt. Oft waren die Entleerungen nur unvollständig. Der Umstand, dass sie nur im Bereich der zuführenden Canäle auftraten, stets reihenweise hinter einander angeordnet waren, dass ferner manchmal zwei benachbarte durch einen feinen Flüssigkeitsfaden in Verbindung traten und zu einer hantelförmigen, schliesslich kreisförmigen Vacuole zusammenflossen, die sich dann in einem Rippenstreifen, oft durch einen spaltförmigen Porus nach aussen entleerte, das alles spricht dafür, dass es sich wie bei *Paramaecium* um abgesprengte und bis zu einem gewissen Grad selbständig gewordene Theile des zuführenden Canalsystems handelte.

Zum Schluss möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass ein *Stentor coeruleus*, der recht lebenskräftig aussah und sich durch ausserordent-

lich starke Vacuolisation des Entoplasmas auszeichnete, beim Pressen an den verschiedensten Stellen Risse in dem besonders deutlich erscheinenden Alveolarsaum bekam, durch welche sofort, untermischt mit kleinen, in diesem Falle röthlich gefärbten Pigmentkörnchen, eine Unmenge im Vergleich zu letztern grosser, deutlich hohler, schwach lichtbrechender Körnchen ausströmte, welche alsbald den ganzen Tropfen in Molecularbewegung dicht durchsetzten. Vom Plasma war nirgends eine Spur zu finden. Der Kern war normal. Die ganze intrapellulare Masse des Thiers stellt ein ungeheures Gewimmel solcher Körnchen dar. Schliesslich waren sie alle ausgeflossen, und von dem *Stentor* war nur die pelliculare Hülle mit dem an einzelnen Stellen noch erhaltenen Alveolarsaum und der Kern zurückgeblieben. Ob diese hohlen Kügelchen mit Gebilden der gleichen Art, welche dem Protoplasma lebenskräftiger Stentoren in jedoch weit geringerer Zahl eingelagert gefunden werden, zu identificiren sind, wage ich nicht zu entscheiden. Vielleicht handelte es sich um ein Thier, welches in Vorbereitung zur Encystirung begriffen war. Dafür könnte die ausserordentlich starke Vacuolisation, die das Thier undurchsichtig milchweiss erscheinen liess, sprechen. Aehnliches wurde von BRAUER (9) bei sich encystirenden Bursarien beobachtet.

*Spirostomum ambiguum* schliesst sich in seinem Verhalten beim Zerfliessen direct dem ihm im natürlichen System sehr nahe stehenden *Stentor* an, so dass ich nicht näher darüber zu berichten brauche. Während *Spirostomum* bekanntlich bei der Einwirkung der verschiedensten Agentien so ausserordentlich leicht zerfliesst, oft geradezu zerstäubt, ist seine Widerstandsfähigkeit gegen Druck relativ gross. Der Alveolarsaum kann auf beide bei *Stentor* namhaft gemachte Arten eine Zerstörung erfahren. Es ist dies sicher in Zusammenhang zu bringen mit der Aehnlichkeit in Structur und Differenzirung des Protoplasmas bei beiden Gattungen, namentlich der Ausbildung einer resistentern alveolaren Hülle im Gegensatz zu *Bursaria*. Nachträglicher Alkoholzusatz zum zerflossenen Protoplasma hat denselben Effect wie bei den bisher betrachteten Formen. Aus sehr wasserhaltigem und der vollständigen Auflösung nahem Protoplasma kommt es nur zur Ausscheidung eines verworren fädigen bis körnigen Gerinnsels. Die früher schon erwähnte Sonderung des noch lebenden Protoplasmas von dem abgestorbenen zeigt sich an diesem Infusor besonders auffallend. Wenn bei stärkerem Pressen die Pellicula gesprengt wird und mit dem in Auflösung begriffenen Protoplasma noch unverflüssigtes ausfliesst, so sondern sich beide sofort von einander, und das noch lebende rundet

sich zu kugligen Tropfen ab, die allerdings nach einiger Zeit unter der Einwirkung des Wassers ebenfalls verquellen können.

Dem ausgeflossenen Protoplasma eingelagert, zum Theil auch isolirt herumschwimmend, finden sich massenhaft stark glänzende, kleine Granulationen von runder, ovaler bis lang ei- oder hantelförmiger Gestalt in sehr variabler Grösse (Fig. 21). Mit Eosin färben sie sich lebhaft roth. Bei Einstellung auf ihre Mitte erscheinen sie von einem stark dunklen Randsaum umgeben, auf welchen nach innen ein hellroth gefärbter Ring folgt, auf diesen eine intensiver roth gefärbte Ringzone, die in den ganz blass erscheinenden Kern übergeht. Bei hoher Einstellung erscheinen sie leuchtend hellroth, mit einem sehr kleinen, dunklen Punkt im Centrum und hellem Randsaum. Bei tiefer Einstellung stellen sie sich als sehr dunkle Kügelchen mit hellem Mittelfleck dar. Andere (Fig. 21b) scheinen aus zwei auf einander gelegten halbkugligen Stücken, deren jedes einen hellen Binnenraum umschliesst, zu bestehen. Die dunkle Randcurve ist im Aequator unterbrochen. Dies deutet darauf hin, dass, zum Theil wenigstens, hohle Bildungen vorliegen. Andere sahen feinkörnig structurirt aus. Daneben findet man kugel- oder eiförmige, complexe, sehr kleine, ebenfalls rothe Körnchen (Fig. 21c), die nichts mehr von einem dunklen Randcontour erkennen lassen. Ich halte es für sehr wahrscheinlich, dass dieselben nur Zerfallsstadien der zuerst beschriebenen sind. Weiterhin begegnet man im Plasma rasch gepresster Individuen abenteuerlich verästelten und verbackenen Massen einer mattgrünen Substanz, welche entweder durch und durch oder nur am Rande feingekörnt erscheinen. Mit Eosin färben sie sich ebenfalls roth. Was hier für Bildungen vorlagen, vermag ich nicht zu entscheiden. Vielleicht könnte an einen Zusammenfluss aus obigen Gebilden gedacht werden. Ein grosser Theil dieser Körnchen und Granulationen scheint überhaupt eine zähflüssige Beschaffenheit zu besitzen. Denn einmal hatten sich derartige, frei im Wasser herumflottirende Granulationen oft zu langen Ketten an einander gereiht, und weiterhin konnten sie durch Druck zum Theil zerquetscht werden, wobei sie sich keineswegs als spröde erwiesen. Andere erwiesen sich als durchaus fest. In seitlicher Ansicht erscheinen sie meist nieren- oder bohnenförmig, auch abgeplattet, mit stark gewölbter Rückenfläche (Fig. 21d). Vielleicht sind sie zum Theil mit den eosinophilen Körnchen von *Paramaecium* identisch.

An diese heterotrichen Infusorien schliessen sich in jeder Beziehung die Holotrichen *Lionotus anser* und *fasciola* sowie *Dileptus anser* an. Bei keinem kommt es zur Bildung von Inter-alveolartropfen.

Sie verhalten sich also genau wie *Bursaria* (Fig. 22). An den losgelösten Protoplasmatropfen sind sehr schön die dort erwähnten Strömungserscheinungen zu sehen. Es wurde beobachtet, dass ein im Wasser flottirender Protoplasmatropfen von *Dileptus anser*, der keinem Druck ausgesetzt war, in Folge diffusioneller Wasseraufnahme um 63 Proc. seines Durchmessers zunahm, bevor er auslief und sich vollständig löste. Der Rüssel beider Gattungen contrahirt sich bei Druck sehr stark. Das Plasma ist ungemein wasserlöslich.

Fassen wir ohne Berücksichtigung von Einzelheiten die Merkmale zusammen, welche den von *Bursaria* vertretenen Typus des Zerfliessens unter Druckwirkung charakterisiren, so ist es einmal die Verflüssigung der Pellicula und die Zerstörung des Alveolarsaums durch diosmotische Wasseraufnahme. Bildung von Interalveolartropfen nur vereinzelt bei *Stentor* und *Spirostomum*. Das Thier fliesst in eine grosse Anzahl Protoplasmatropfen aus einander, welche bei Berührung mit H<sub>2</sub>O sofort aufquellen und schliesslich entweder in eine structurlose, mehr oder minder leichtflüssige Masse übergehen (die durch Alkohol unter Auftreten einer Wabenstructur zur Gerinnung gebracht werden kann) oder restlos aufgelöst wird. Nur Protoplasmapartien, welche durch eine dicke, colloidale Hülle des durch Wasseraufnahme veränderten Plasmas von directer Berührung mit Wasser ausgeschlossen sind, gerinnen unter Beibehaltung der Wabenstructur. Die contractilen Vacuolen erfahren eine Verlangsamung ihrer Frequenz unter gleichzeitiger Vergrösserung des diastolischen Volums. Myelinbildungen treten nicht auf. Ein „körniger Zerfall“ des Protoplasmas findet nicht statt. Alle Körnchen sind präformirte, dem Plasma eingelagerte Gebilde; die „schleimartige Masse“, in welcher sie eingebettet sind, entstammt nicht dem Inhalt der Waben, wie VERWORN (68) glaubt, sondern ist eine wässrige Lösung des Plasmas und Enchylemas zugleich.

#### E. *Prorodon*, *Hypotricha*.

Ich habe es vorgezogen, die nunmehr zur Besprechung kommenden Formen in einem besondern Capitel zu behandeln, weil während ihres Zerfliessens typische Myelinbildungen auftreten und in diesem Fall an

eine abweichende chemische Zusammensetzung des Protoplasmas gedacht werden muss.

Von den untersuchten Holotrichen gehört hierher *Prorodon teres* EHRBG. und *Mesodinium acarus* ST. Letzteres schliesst sich durchaus an die *Hypotricha* an und wird daher erst am Schluss erwähnt werden.

Die oberflächliche Begrenzung des Körpers von *Prorodon teres* bildet ein relativ dünner, aber deutlich radiär gestreifter Alveolarsaum mit kräftiger Pellicula und Innenlamelle. Darunter folgt eine dünne Lage corticalen Plasmas, welches ohne scharfe Grenze in das Entoplasma übergeht. In seinem Verhalten beim Zerfliessen zeigt *Prorodon* eine Anlehnung nach zwei Seiten: in den Veränderungen des Alveolarsaums schliesst er sich an *Paramaecium*, im Verhalten des Protoplasmas an *Bursaria* an. Es hängt dies zusammen mit dem Vorhandensein einer relativ starken, unter Druck sich jedoch leichter verflüssigenden Pellicula und einer innern Alveolarlamelle, welche an und für sich eine geringere Widerstandsfähigkeit und grössere Wasserlöslichkeit besitzt als die von *Paramaecium*, jedoch wieder grössere resp. geringere als die von *Bursaria*. Daher kommt es, dass beim Pressen des Thiers zunächst typische Inter-alveolartropfen auftreten, begrenzt von der verflüssigten, cilientragenden Pellicula (Fig. 23a u. b), welche sich vereinzelt auch loslösen und dann das Schicksal aller Inter-alveolartropfen theilen. Im Allgemeinen jedoch erreichen sie nie eine bedeutende Grösse, weil die Pellicula unter dem Einfluss des Wassers sich sehr rasch verflüssigt und durchreisst, so dass das eben erst aufgenommene Wasser sich sofort nach aussen entleert. Trotzdem kann man sich an *Prorodon*, der im Vergleich mit *Paramaecium* etc. eine grössere Deutlichkeit der radiären Structur des Alveolarsaums zeigt, weit- aus am schönsten von der allmählich eintretenden Wasseraufnahme des alveolaren Gerüstwerks und der lösenden Wirkung des aufgenommenen Wassers überzeugen (Fig. 23a u. b). Die Vorgänge im Einzelnen spielen sich durchaus in der für *Paramaecium* näher geschilderten Weise ab. Das seines Alveolarsaums beraubte, etwas gequollene Innenplasma fliesst nach dem Schwinden der Pellicula und innern Alveolarlamelle in das umgebende Medium aus — wie bei *Bursaria* in eine Anzahl grösserer oder kleinerer runder Tropfen zerfallend, deren weiteres Schicksal durch frühere Schilderungen bekannt ist. Die S. 313 erwähnten Strömungserscheinungen zeigen sich hier gleichfalls recht deutlich. Der mehr oder minder grosse zurückbleibende Protoplasma-

rest des Zelleibs umgibt sich mit einer Hülle durch Wasseraufnahme veränderten Plasmas und gerinnt.

Sowohl am Rande der ausgeflossenen und in Schwellung begriffenen Protoplasmatropfen als der bereits angeschwollenen Partien beginnen nun in Form und Gestaltung ganz an die bekannten Myelinfiguren erinnernde Gebilde hervorzuwachsen (Fig. 24). Bald sind es cylindrisch schmale Fortsätze, oft mit knöpfchenförmiger Endanschwellung, die rasch fadenartig auswachsen, bald besitzen sie mehr birnförmig breite oder keulenförmig lang gestreckte Gestalt, oft sind es oval eiförmig oder ringförmig geschlossene Gebilde von variabler Grösse. Andere wieder sahen wie gerade gestreckte oder in der Mitte geknickte oder auch nur schwach gebogene Hanteln aus. Alle diese vielgestaltigen Gebilde findet man auch isolirt oder gruppenweise zusammengetreten mitten zwischen den gesprengten Plasmaresten. Oft sind ganz verschiedenartige Bildungen kettenartig an einander gereiht oder mehrere gleich gestaltete wie die Ringe einer Uhrkette in einander gehängt oder auch vielfach verschlungen (Fig. 24, 25). Alle besitzen sie denselben Bau: eine mehr oder minder dicke, stark blaugrün fettig glänzende, opalescirende Hülle, welche eine hyaline Flüssigkeit umschliesst. Ausserdem findet man mitunter fadenartig gerade oder auch vielfach durch einander geschlängelte Myelinbildungen (Fig. 24), welche ausschliesslich aus einer etwas dickern, von einem sehr feinen Flüssigkeitsfaden durchsetzten Hülle bestehen.

Abgesehen von dem Vorwärtsfliessen in der Wachstumsrichtung führen diese Gebilde auch Eigenbewegungen aus, welche jedoch nur auf die fadenartig ausgezogenen beschränkt erscheinen. Entweder pendeln sie langsam um ihren basalen Anheftungspunkt umher oder krümmen sich und strecken sich wieder, um nach einer andern Richtung umzubiegen, stets mit dem Vorderende hin und her tastend; oder es laufen langsame, meist mit einem Längenwachstum verbundene, wellenförmige Bewegungen über sie hinweg, so dass sie sich hin und her zu schlängeln scheinen. Es können auch mehrere dieser Bewegungen combinirt auftreten. Ob sie allein aus Differenzen in der Oberflächenspannung an ihrer Grenze mit dem Wasser erklärt werden können, wie man wohl im Allgemeinen anzunehmen geneigt ist, bedarf erst eingehender Untersuchungen.

Zwischen gekreuzten Nicols untersucht, erweist sich die Hülle, wenn auch nur schwach, doppelt brechend. Der flüssige Inhalt bleibt vollständig dunkel. Ob hier nur oberflächliche oder wirkliche innere

Polarisation vorlag, konnte bei der Kleinheit des Objects nicht mit Sicherheit festgestellt werden, jedoch scheint die Polarisation bei hoher Einstellung etwas deutlicher hervorzutreten. Dass die schwache Polarisation nicht gegen die Myelinnatur dieser Bildungen spricht, sondern nur durch die ausserordentliche Kleinheit der Gebilde bedingt ist, geht aus einigen Versuchen hervor, die ich zur Controle angestellt habe. Herr Prof. BÜTSCHLI hatte die Freundlichkeit, mir eine Probe von ölsaurem Heptylamin zu überlassen, welches im Laboratorium des Herrn Prof. KRAFFT (Heidelberg) hergestellt worden war. Unter den mannigfaltigen Myelingebilden, welche, wie Prof. KRAFFT und R. FUNKE (29) fanden, bei Berührung dieser Substanz mit Wasser entstehen, finden sich stets solche von derselben Feinheit und äussern Gestalt, wie sie beim Zerfliessen von *Prorodon* auftreten. Prüft man diese künstlichen Myelingegebilde auf ihre Doppelbrechung, so findet man ganz dasselbe wie bei den aus dem *Prorodon* hervorgegangenen: sie brechen, wenn so fein, nur sehr schwach doppelt, ja andere, von noch grösserer Feinheit überhaupt nicht mehr, resp. die Doppelbrechung wird so gering, dass sie von unserm Auge nicht mehr wahrgenommen werden kann. Auch kann man sich an einem solchen Präparat, wo man neben einander alle Uebergangsstadien von grösster Dicke bis zu beliebiger Feinheit hat, leicht von der Abnahme der doppelbrechenden Wirkung mit zunehmender Kleinheit der Gebilde überzeugen. Die aus dem Protoplasma hervorgegangenen Myelinfiguren erhalten sich unzersetzt im Wasser.

Es ist keine Frage, dass die grosse Mehrzahl der beim Zerfliessen auftretenden Myelinfiguren wirklich körperliche Gebilde sind. Man kann sich hiervon durch verschiedene Einstellung des Mikroskops überzeugen. Man wird auch nie beobachten, dass im umgebenden Medium suspendirte Körnchen in den von der Myelinhülle umschlossenen Flüssigkeitsraum eintreten, was doch der Fall sein müsste, wenn er mit dem umgebenden Medium in offener Communication stände. Ebenso zweifellos liegen in andern Fällen, namentlich da, wo es sich um kettenartig in einander gehängte Ringe (Fig. 24 u. 25) handelt, keine allseitig geschlossenen, körperlichen, sondern flächenhafte Bildungen vor. Obgleich an dem in sich zurücklaufenden Faden solcher Myelinringe keine feinere Structur beobachtet werden konnte, so halte ich es doch unter Berücksichtigung der oben erwähnten Thatsache des Vorkommens körperlicher Myelingegebilde mit einem feinen, axialen Flüssigkeitsstrang für sehr wahrscheinlich, dass die Myelinhülle flächenhafter Bildungen ebenfalls eine derartige feine Structur besitzt, also einem in sich zurücklaufenden, körperlichen, fadenartig feinen Myelingegebilde entspricht.

### Hypotricha.

Die Anatomie von *Stylonychia mytilus* O. F. M. sp. und der kleinern *St. pustulata* EHRENG. sp. wurde in neuester Zeit wieder von PROWAZEK (52) untersucht. Wie schon MAUPAS (44) richtig erkannt hatte, wird die Oberfläche von einem dünnen, grünlich glänzenden, hyalinen und doppelt contourirten Häutchen gebildet, unter welchem PROWAZEK eine „noch etwas feiner structurirte“ Plasmalage beschreibt, welche vom „eigentlichen Entoplasma“ durch eine „matte Linie“ getrennt ist. Welcher Art diese feinere Structur war, bemerkt er nicht. Ich finde in meinen Aufzeichnungen keine Angaben hierüber, bin jedoch der Ansicht, dass die äussere Grenzlamelle der Pellicula, die von PROWAZEK beobachtete Plasmalage, dem Alveolarsaum der übrigen Infusorien entspricht, da das Oberflächenhäutchen der *Stylonychia* von Structur nichts erkennen lässt. Ohne Differenzirung einer corticalen Schicht folgt unmittelbar darunter das ausserordentlich feinwabige Entoplasma, doch ist die Structur von *Stylonychia mytilus* etwas gröber alveolär als die von *St. pustulata*. Nur an der Stirnplatte und den saumartig vorspringenden Theilen der Peristomränder ist das ausserordentlich leichtflüssige Protoplasma fester, was sich darin ausspricht, dass Nahrungskörper nicht in diese Theile eintreten. Die „Art von zähern Fibrillenelementen“, welche PROWAZEK in der protoplasmatischen Wand des Wabengerüsts eingelagert fand, sah ich nie.

Die Stylonychien zeichnen sich vor den bisher betrachteten Formen durch eine ganz eigene Art des Zerfliessens aus. Bei Einwirkung eines nicht allzu starken Deckglasdrucks tritt stets eine mit starker Wasseraufnahme verbundene vollständige Auflösung des Plasmas innerhalb der Pellicula ein. Sie erstreckt sich Anfangs nur über die Randpartien, greift aber später auch auf den centralen Plasmaleib über. Der Vorgang stellt sich stets in folgender Weise dar: an einer beliebigen Randpartie des Infusorienleibs, selten in der peristomalen Region, tritt ein bruchsackartig vorspringendes Verflüssigungscentrum auf. Gleichzeitig beginnen an dieser Stelle ausserordentlich verschieden gestaltige, blasen- oder lang fadenartige Gebilde langsamer oder schneller über die Oberfläche hervorzuwachsen; Bau, Gestalt und active Bewegungsfähigkeit dieser Gebilde entsprechen denen des Myelins. Dabei gilt allgemein, dass solche Myelingegebilde stets an der Oberfläche von Verflüssigungscentren auftreten, nicht aber umgekehrt, indem sehr wohl Myelinfiguren am Rande der Pellicula entstehen können, ohne dass eine Verflüssigung der betreffenden untergelagerten Plasmapartie eintritt. Diese Myelingegebilde haben ganz genau denselben Bau wie jene von *Prorodon*. Wenn man solche Bildungen, wie sie in Fig. 25a u. b dargestellt, betrachtet, so könnte man mir allerdings entgegen, dass

in denselben doch ganz genau das Gleiche vorliege wie z. B. in den von *Vorticella* wiedergegebenen Inter-alveolartropfen, nur in verkleinertem Maasstab. Es müsste dann, da der Körper an der Basis solcher Myelinfiguren von einem deutlichen Häutchen begrenzt ist, die doppelt contourirte Pellicula dem gesammten Alveolarsaum der übrigen Ciliaten entsprechen, und die vermeintlichen Myelinfiguren wären somit nur interalveolare Flüssigkeitsansammlungen, ihre stark licht- und schwach doppelbrechende Hülle entspräche der zähflüssig gewordenen, abgehobenen, äussern Alveolarmembran. Damit wäre allerdings eine einheitliche Darstellung für alle Ciliaten erzielt. Es ist schade, dass diese so einfache Erklärung nicht zutrifft. Dagegen spricht 1) die Entstehung der Myelingeilde, 2) ihre äussere Form, 3) ihre active Beweglichkeit, 4) ihr Vermögen, ohne sichtbare Ursache plötzlich aus ihrer Oberfläche Gebilde ähnlicher Art hervorzuwachsen zu lassen.

Einmal entstehen die Gebilde nicht nur auf der Pellicula, sondern wie bei *Prorodon* in noch weit grösserer Zahl mitten in der Masse des aufgelösten oder sich auflösenden Protoplasmas, nachdem die Pellicula längst verschwunden ist. Weiterhin verliert die Pellicula an der Ursprungsstelle einer Myelinfigur niemals ihren doppelten Contour, und nirgends ist die Abhebung einer äussersten Schicht auch nur angedeutet. Ausserdem treten nie Inhaltskörper des verflüssigten Protoplasmas in die Gebilde ein, sie zerplatzen auch nie oder gehen etwa durch Verquellung ihrer Hülle oder Gerinnung ihres wässrigen Inhalts zu Grunde wie die interalveolaren Tropfen, sondern erhalten sich, so lange überhaupt das Präparat einer Erhaltung fähig ist. Weiterhin kann die Hülle dieser Gebilde (Fig. 25) unmöglich aus einer leicht oder mässig flüssigen Materie bestehen, sondern muss der Consistenz eines festen Körpers sehr nahe kommen, da sie andern Falls in Folge des Capillardrucks ihres zweifellos dünnflüssig wässrigen Inhalts unbedingt Kugelgestalt annehmen müssten. Andererseits wird aber die Pellicula, wie wir an ihrer bruchsackartigen Vorwölbung über einem Quellungscentrum gesehen haben, verflüssigt, was schon gegen die pelliculare Natur der Myelinhülle spricht. Was aber beim ersten Anblick am meisten frappirt, ist der Umstand, dass sie ohne sichtbare Ursache an einer beliebigen Stelle in einen feinen, ebenso gebauten Faden (*F*) auswachsen können (Fig. 25b II), der die früher geschilderten Bewegungserscheinungen zeigt, oder dass sie einen oder mehrere pseudopodienartige Fortsätze mit abgerundetem Rand aussenden können. Denselben Vorgang stellt Fig. 25b III dar, wo aus einem im zerflossenen Plasma aufgetretenen, wabig angeordneten Myelincomplex

zwei derartige Bildungen ( $F'$  und  $F''$ ) hervorzuwachsen im Begriff sind. Vor der Hand bleiben uns alle diese Erscheinungen noch Räthsel.

Das Protoplasma selbst erfährt, wie erwähnt, eine vollständige Auflösung. Die plötzlich eintretende, heftig wirbelnde Molecularbewegung der dem Plasma eingelagerten Granulationen, der momentane Stillstand der Cilien und Cirren und die tropfenförmige Abrundung der die Verflüssigungszone begrenzenden Pellicula sind die sichtbaren Zeichen tief greifender Veränderungen, die in ihren Details wegen der feinen Structur des Protoplasmas verborgen bleiben. Die bruchsackartigen Erhebungen der Oberfläche sind erfüllt von einer wasserklaren Flüssigkeit, worin ein rastloses Durcheinander von Granulis, Excretkörnern und Nahrungsvacuolen zu bemerken ist. Gegen das unverflüssigte Protoplasma mit seinem wabigen Bau ist jede Verflüssigungszone durch eine feine, matte Linie abgegrenzt, die continuirlich an einander stossenden Lamellen der anstossenden Waben. Diese Auflösungscentren wachsen meistens sehr rasch, oft in unregelmässig verzweigten Bahnen ins centrale Protoplasma vordringend. Vereinigen sich zwei solche von verschiedenen Seiten her weiter fressende Auflösungsarme und sprengen dabei eine Partie noch nicht zerstörten Protoplasmas vom übrigen Körper ab, so verhält sich letzteres dem aufgelösten Protoplasma gegenüber wie eine mit ihm nicht mischbare Flüssigkeit, kugelt sich ab und umgiebt sich mit einer distincten, flüssigen, aber verdichteten Membran. Auch fehlt eine jede Molecularbewegung. Jedoch muss man sich hüten, ähnlich aussehende, in der Verdauung schon sehr weit fortgeschrittene Nahrungsvacuolen für derartige Protoplasmatropfen zu halten.

Im Gegensatz zu dieser rasch um sich greifenden Zerstörung, die von isolirten Auflösungszone ausgeht, bleibt der Zerfall manchmal lange Zeit auf seinen Entstehungsort beschränkt. Plötzlich jedoch, wie mit einem Schlage, erfasst die Auflösung die gesammte, scheinbar unverändert gebliebene Körperoberfläche, momentan stehen alle Bewegungsorganoide still, einige Augenblicke ein tolles Hin und Her, ein Durcheinander kleinster Körnchen dicht unterhalb der Pellicula — plötzlich ist letztere verschwunden, spurlos aufgelöst, und das gleichfalls aufgelöste Plasma fluthet hinaus ins umgebende Medium, sich mit ihm mischend, gefolgt von seinen umhertanzenden Inhaltkörpern. Die discreten Plasmatropfen gehen alsbald auf dieselbe Weise zu Grunde, ebenso das centrale, noch ungelöste Protoplasma nach einiger Zeit. Alles wird aufgelöst zu einer dünnflüssigen Masse, nur der Kern, die

Granula und die allmählich zerfasernden Cirren und Cilien bleiben übrig.

Soviel aus den kurzen Angaben PROWAZEK's (52, p. 62) über das Zerfliessen der *Stylonychia* hervorgeht, scheint er das Gleiche beobachtet zu haben, wenn er auch nur beiläufig diesen Punkt berührt. Etwas an die VERWORN'sche Deutung des Zerfliessens als „körnigen Zerfalls“ erinnert seine Bemerkung, dass der Inhalt der verflüssigten Partien neben dem Enchylema und den zahlreich suspendirten Granula und Excretkörnchen aus dem „verflüssigten Maschen- oder Alveolarwerk, das sich bald zu kleinen Tröpfchen ballt“, bestehe. PROWAZEK giebt nicht an, mit welchen Vergrösserungen er das Zerfliessen und die verflüssigte Masse untersucht hat, er verräth uns auch nicht, wodurch sich die „kleinen Tröpfchen“ des verflüssigten Plasmas, das er sich offenbar nachträglich wieder ausgefällt denkt, von den ausserdem noch in BROWN'scher Bewegung umhertreibenden präformirten Plasmaeinschlüssen unterschieden hätten. Ich habe mit den mir zur Verfügung stehenden starken Systemen niemals eine körnige Zusammenballung des verflüssigten Alveolarwerks beobachtet und bezweifle die Richtigkeit dieser Angabe ebenso sehr wie die Realität der VERWORN'schen Beobachtungen vom körnigen Zerfall des Protoplasmas der Ciliaten. Ich habe in dem aufgelösten Plasma nie etwas anderes gefunden als die von PROWAZEK p. 42 und 43 für *Stylonychia pustulata*, p. 66 für *St. mytilus* beschriebenen und wohl charakterisirten Excretkörnchen und Granula.

Die etwas unsichern Verhältnisse des contractilen Vacuolensystems wurden von PROWAZEK einer erneuten Prüfung unterzogen und richtig gestellt. *Stylonychia* schliesst sich hieran an *Stentor* an. Das Verhalten der contractilen Vacuole und ihrer zuführenden lacunenartigen Canäle beim Zerfliessen wurde von ihm p. 39 ausführlich und richtig dargelegt. Entsprechend ihrer morphologischen Uebereinstimmung schliesst sich *Stylonychia* hierin durchaus an *Stentor* an. Ich habe bis zu 6 selbständig functionirende contractile Vacuolen gesehen, die sich aus abgesprengten Theilen der zuführenden Canäle hervorgebildet hatten. Die Frequenz der contractilen Vacuole unter normalen Verhältnissen und bei Zimmertemperatur (ca. 16–18° R) habe ich bei *Stylonychia mytilus* zu 7–8 Secunden (Zeit zwischen zwei Entleerungen) gefunden. Zum Beweis der ausserordentlichen Variabilität des Rhythmus beim gepressten Thier mögen folgende Daten dienen, wobei die Zahlen, wie in allen folgenden tabellarischen Uebersichten, die zwischen zwei auf einander folgenden Entleerungen verflossene Zeit in Secunden bedeuten:

Die aus dem vordern zuführenden Canal entstandene Vacuole: 15, 54, 13, 15, 72, 23, 22.

Die normale Vacuole: 12, 18, 15, 24, 18, 15, 12, 14.

Hierauf die beiden Vacuolen vereinigt: 10, 11, 10, 13, 12, 10.

Wieder getrennt:  $\frac{45, 58, 21, 67}{17, 13, 15, 18}$ .

Dass der vollständigen Auflösung des Protoplasmas bei den Hypotrichen eine bedeutende Wasseraufnahme, ähnlich wie bei den früher besprochenen Ciliaten, vorausgeht, zeigt weitaus am schönsten *Kerona pediculus* O. F. M. sp.

Wenn bei *Stylonychia* wegen der ausserordentlichen Feinheit der Protoplasmastructur nicht der feinere Vorgang bei der plötzlich die gesammte Körperoberfläche erfassenden Auflösung beobachtet werden konnte, so fällt das bei *Kerona*, welche sich auch in der structurellen Differenzirung des Protoplasmas dicht an *Stylonychia* anschliesst, nicht schwer. Unter der doppelt contourirten Pellicula ist eine radiär zur Oberfläche orientirte Schicht grösserer Waben deutlich zu erkennen. Sie geht, ohne Abgrenzung, durch eine distincte, lamellöse Differenzirung, in das Entoplasma über (Fig. 26). Trotzdem halte ich sie für die dem Alveolarsaum der übrigen Ciliaten entsprechende Bildung. Verdickungen der Knotenpunkte zusammenstossender Wabekanten durch eingelagerte Granula finden sich nur vereinzelt in dieser Schicht, dagegen sind sie in den tiefern Plasmalagen überall zahlreich anzutreffen.

Auch hier bilden sich bei Druck bruchsackartige Erhebungen der Pellicula, aber sie sind nicht von einer wässrigen Flüssigkeit erfüllt wie bei *Stylonychia*, sondern von einem prachtvoll schaumigen Alveolarwerk polyedrischer Waben, deren stetiges Grössenwachsthum in Folge zunehmender Wasseraufnahme sehr schön zu verfolgen ist (Fig. 26). Die Quellung, welche sich Anfangs nur in einer Volumzunahme der Wabenräume mit gleichzeitiger Verfeinerung des plasmatischen Gerüstwerks äussert, greift allmählich auch auf das Gerüstwerk über. Die polyedrische Anordnung der Vacuolen geht verloren, und sie runden sich zu kleinen Flüssigkeitstropfen ab. Zugleich wird das Gerüstwerk voluminöser und immer blasser. Dieses Bild zeigen nach einiger Zeit die gesammten peripheren Plasmalagen bis zu einer gewissen Tiefe, wo der emulsionsartige Charakter allmählich in den typischen Wabenbau übergeht. Plötzlich platzt an einer Stelle mit besonders stark gequollenen Alveolarsaumwaben die Pellicula und verschwindet; dergleichen alle angrenzenden Waben unter gleichzeitiger Auflösung ihres verflüssigten Gerüstwerks. Für einen Augenblick ist an dieser pelliculalosen Oberflächenpartie das Protoplasma in directer Berührung mit dem Wasser. Sofort tritt in der gesammten Umgebung eine heftig

wogende, nach dieser Stelle gerichtete Bewegung des Plasmas auf, für einen Moment scheint wieder ein deutlicher Abschluss der Wundstelle erreicht, dann verschwindet wieder jede Grenze: eine Wabe platzt nach der andern. Plasma und Enchylema lösen sich, die Granula zerstreuen sich in Molecularbewegung; dann wieder momentaner Stillstand der Zerstörung, einen Augenblick ist eine deutliche, kreisrunde Grenze gegen das Wasser vorhanden, plötzlich setzt die Auflösung wieder von neuem ein. Und das alles im Verlauf weniger Secunden. Wir brauchen uns nur zu denken, dass dieser Vorgang unter Annahme einer grössern Widerstandsfähigkeit der Pellicula, wie bei *Stylonychia*, sich innerhalb derselben, auf ein bestimmtes Gebiet beschränkt, abspielt, momentan aber, bei hinreichender Verflüssigung des Plasmas, die gesammten oberflächlichen Schichten erfasst, so haben wir eine ganz plausible Erklärung für das räthselhafte plötzliche Zerstäuben dieser Formen. Was bei *Stylonychia* bezüglich der Sonderung des lebenden Protoplasmas vom aufgelösten gesagt wurde, gilt auch für *Kerona*. Ebenso treten in dem in Auflösung begriffenen, ausgeflossenen Plasma Myelinfiguren auf, doch in geringerer Zahl als bei *Stylonychia*. Auch muss man sich hüten, die unverdaute glänzende Hülle aufgenommener Nesselkapseln oder die Nesselfäden der *Hydra* (auf welcher das Infusor lebt) für derartige Bildungen zu halten. Eine Gerinnung des Protoplasmas wurde bei *Kerona* nie beobachtet. Die centralen Partien erfahren denselben Zerfall wie die Randschichten. Die contractile Vacuole zeigt analoge Veränderungen wie bei *Stylonychia*.

Den betrachteten Formen schliessen sich in jeder Beziehung an die Hypotrichen: *Onychodromus grandis* St., *Pleurotricha* (sp.?), *Oxytricha fallax* O. F. M. und *Urostyla weissei* St., von Holotrichen das kleine *Mesodinium acarus* St. Zahlreiche sehr schöne Myelinfiguren entstehen bei allen, sowohl auf der Pellicula als in besonders grosser Zahl in zerfliessendem Protoplasma. Die Figg. 27 u. 28 mögen zur Erläuterung genügen. Kleine, kreisrunde Myelinbildungen, die den Umfang grösserer Excretkörner nicht überschreiten, sind sehr häufig. Auffallend ist das zahlreiche Vorkommen granulaartiger, unvollständig begrenzter, tröpfchenartiger Gebilde in der zerflossenen Masse von *Urostyla weissei*. Ungefähr der halbe Umfang oder  $\frac{2}{3}$  der Kreisperipherie sind gebildet von einer bei tiefer Einstellung ganz dunklen, bei hoher stark leuchtenden Membran, die plötzlich aufhört (Fig. 29). Diese Hülle umschliesst eine grünlich schimmernde bis graue homogene Masse, welche auf der unbegrenzten Seite mit dem Wasser unmittelbar in Berührung steht. Da sowohl nahezu geschlossen ring- bis schwach

sichelförmig gekrümmte derartige Bildungen angetroffen werden, dürfte es sich wohl um Zerfallsproducte ursprünglich begrenzter Tröpfchen oder Körnchen handeln, deren Herkunft mir unklar geblieben ist. Die grosse *Urostyla weissei* erfährt meist keine vollständige Auflösung, da die centralen Partien gerinnen.

Fassen wir die Merkmale kurz zusammen, welche (abgesehen von *Prorodon*, der Anknüpfungspunkte nach allen Seiten hin erkennen lässt) die hier behandelten Hypotricha und *Mesodinium acarus* beim Zerfliessen charakterisiren, so ist es im Vergleich mit den übrigen Formen das vollständige Fehlen interalveolärer Flüssigkeitsansammlungen und die ausserordentlich grosse Wasserlöslichkeit der Pellicula und des Protoplasmas nach vorhergegangener Wasseraufnahme. Dass die Bildung von Interalveolartropfen unterbleibt, hängt nur ab von der kaum ausgesprochenen Differenzirung des Protoplasmas in einem scharf nach innen abgegrenzten Alveolarsaum. Die ausserordentlich grosse Löslichkeit des Protoplasmas, dessen Lösung schon innerhalb der Pellicula erfolgt, und die Entwicklung von Myelinfiguren beruht wahrscheinlich auf einer abweichenden chemischen Beschaffenheit des Protoplasmas. Das Myelin entsteht nicht, wie MAGGI behauptet, aus den Sarkodetropfen bei ihrer Berührung mit Wasser, ist auch kein Bestandtheil des Protoplasmas, sondern ein metamorphotisches Degenerationsproduct desselben. Dass es von irgend welchen discreten Einschlusssubstanzen des Protoplasmas, etwa in Verdauung begriffenen Nahrungskörpern, herrührt, ist ausgeschlossen. Denn Thiere, welche nach Tage langer Isolirung in filtrirtem Culturwasser keine Nahrungsvacuolen mehr enthielten, zerflossen genau wie die andern unter Bildung von Myelin. Dass es nicht aus „Sarkodetropfen“ entsteht, dafür haben alle in den vorhergehenden beiden Abschnitten besprochene Formen einen negativen, *Prorodon*, *Mesodinium* und die Hypotricha einen positiven Beweis geliefert. Die Kerne gerinnen, die contractilen Vacuolen zeigen weitgehende pathologische Veränderungen, vor allem, in Uebereinstimmung mit den übrigen Formen, eine Herabsetzung der Frequenz.

#### F. *Opalina. Balantidium.*

Zur Untersuchung gelangten *Opalina ranarum* EHREG. sp. aus dem Enddarm von *Rana temporaria* und *O. dimidiata* STEIN aus dem End-

darm von *Rana esculenta*. Diese beiden holotrichen Infusorien, von denen sich das erste durch seine stark comprimirte, nahezu ovale Körperform schon äusserlich leicht von der weit grössern und schlanken, auf dem Querschnitt nahezu cylindrischen *O. dimidiata* unterscheidet, sind von einer relativ dicken und recht stark entwickelten, hyalinen, grünlich glänzenden Membran mit kräftigem äussern und zarterm innern Contour begrenzt. Obgleich ich an ihr eine Structur mit Sicherheit nicht nachzuweisen vermochte, halte ich sie doch aus verschiedenen Gründen für die dem Alveolarsaum der übrigen Ciliaten entsprechende Differenzirung. Unter ihr folgt direct die dünne Lage des verworren fasrigen Corticalplasmas. Ueber die Structur des Entoplasmas dieser Formen etwas Genaueres zu sagen, ist recht schwer. Das Studium am lebenden Thier wird sehr erschwert durch die zahlreichen granulartigen, runden, stäbchen- auch hantelförmigen und doppelt brechenden fasrig-krystallinischen Einlagerungen, die, abwechselnd mit grossen zähflüssigen Tropfen einer bei äquatorialer Einstellung dunkelgrau bis schwarz erscheinenden compacten Substanz, das Plasma durchsetzen. Die Zähflüssigkeit der letzt erwähnten Inhaltskörper geht daraus hervor, dass sie, dicht an einander gelagert, sich gegenseitig stark abplatteten, ohne je mit einander zu verschmelzen. Sie sind wohl identisch mit jenen Einlagerungen, welche NUSSBAUM als Fettröpfchen angesprochen hat. Ich habe sie auf ihr Verhalten gegen Lösungsmittel nicht untersucht.

Das Einzige, was man mit Sicherheit über die Structur des lebenden Protoplasmas ermitteln kann, ist die Thatsache, dass alle diese Einschlusskörper in einer dunklern, stärker lichtbrechenden Substanz eingelagert sind, die in netzig-spongiösen Strängen den Körper durchzieht, allseitig umspült von einer in den Zwischenräumen sich ausbreitenden Flüssigkeit, welche öfter auch in Gestalt grosser, runder Flüssigkeitstropfen in jene eingebettet ist. Ich zweifle nicht, dass jene protoplasmatischen Stränge eine feinere Wabenstructur besitzen, im Allgemeinen also ein netzig alveolärer Bau vorliegt, wie ihn andere grössere Formen (*Bursaria*, *Stentor* etc.) sehr deutlich ausgeprägt zeigen.

Das Zerfliessen dieser beiden Formen gestaltet sich zu einem weit complicirtern Vorgang, als wir ihn bisher kennen gelernt haben. Beide Arten verhalten sich gleich. Wir wollen den Zerfall aus später zu erörternden Gründen als „paramyeline Degeneration“, die dabei auftretenden Tropfen als „Paramyelintröpfchen“ bezeichnen. Ich habe sie auf den Figuren mit einem hellblauen Ton bezeichnet.

Wird eine *Opalina* durch Druck festgelegt und durch Umziehen des Deckglases mit einem Paraffinrand die Wasserverdunstung und damit eine schädlich wirkende allmähliche Concentration der physio

logischen Kochsalzlösung, in welcher die Thiere untersucht werden, verhindert, so brechen nach einiger Zeit scheinbar unveränderten Zustands auf der gesammten Oberfläche, dicht an, unter und über einander gelagert, durchaus homogene Tropfen hervor, welche sich durch einen lebhaft grünlichblau schillernden, fettartig glänzenden Inhalt und eine eben solche Hülle auszeichnen. In Folge der ausserordentlich lebhaften Bewegungen der langen Cilien werden diese Tropfen hin und her geworfen, birnförmig verlängert (Fig. 30 u. 31a—d) und lösen sich alsbald los, ohne eine bedeutende Grösse erreicht zu haben. Obgleich sie sich überall dicht berühren, wurde doch nie ein Zusammenfliessen benachbarter Tropfen beobachtet. Sie beginnen sich ausserhalb der von den Cilien beherrschten Strömungsbereichs der Flüssigkeit anzusammeln, treten zu grössern Complexen zusammen, und sich gegenseitig polygonal abplattend, stellen sie dann ein schön schaumig aussehendes Alveolenwerk dar. Dass hier jedoch kein echter Schaum vorliegt, ist klar; denn nie findet eine Verschmelzung der Hüllen benachbarter Tropfen zu einer Lamelle oder eine Vereinigung dreier zusammenstossender Lamellen zu einer Kante statt. Wir müssen uns jeden Tropfen von einer Wasserhülle umgeben denken, welche eine Vereinigung der flüssigen Tropfenmembranen unmöglich macht. Jede einzelne Alveole bewahrt daher ihre Selbständigkeit und kann wieder aus dem Verband austreten, obgleich sie dazu im Allgemeinen wenig Neigung zu besitzen scheinen. Fortwährend entstehen neue, welche die bereits gebildeten vor sich herschieben (Fig. 30).

Untersucht man den Alveolarsaum an einer Stelle, an welcher sich schon eine grosse Anzahl solcher Tropfen losgelöst hat, so erscheint er nur in so fern verändert, als er dünner ist, aber sein doppelter Contour ist überall deutlich, nirgends ist die innere Alveolarlamelle in die äussere Begrenzung eingetreten oder das Protoplasma in den interalveolaren Raum hineingeflossen. An solchen partiell in Auflösung begriffenen Opalinen habe ich an den intacten Partien bestimmt eine radiäre Structur des Alveolarsaums beobachtet (Fig. 31).

Trotzdem ist das Oberflächenhäutchen dieser Tropfen, wie man sich leicht bei ihrer Entstehung überzeugen kann (Fig. 32), die verflüssigte Pellicula, der flüssige, fettartige Tropfeninhalt dagegen ist eine Substanz, welche bei Berührung, resp. Einwirkung des auf diffusionellem Wege aufgenommenen Wassers, bezw. der Kochsalzlösung, mit dem durch Druck veränderten Plasma des Alveolarsaums entsteht. Selbstverständlich sind diese Tropfen, ebenso gut wie die von *Paramecium* durch Wasseraufnahme entstandene interalveolare Flüssig-

keitsansammlungen, nicht etwa, wie man anzunehmen geneigt sein könnte, hervorgepresstes verflüssigtes Plasma. Denn einmal sind sie gegen den centralen Plasmaleib vollständig abgeschlossen durch die intacte innere Alveolarmembran, welche erst später schwindet, und zweitens deutet im Anfang nichts auf eine Zerstörung des Corticalplasmas hin, die nothwendig eintreten müsste, wenn der Tropfeninhalt hervorgepresstes verflüssigtes Binnenplasma wäre. Nichts desto weniger dürfen diese Tropfen nicht mit jenen von *Paramaecium* direct homologisirt werden wegen der principiellen Verschiedenheit die Substanz. Dass es sich um eine weit gehende chemische Zersetzung des Protoplasmas unter dem lösenden Einfluss des umgebenden Mediums handelt, geht aus verschiedenen Thatsachen hervor. Einmal ist es ihre Farbe und das Brechungsvermögen des fettig aussehenden Inhalts, worin die Tropfen sich dem Aussehen der bei den Myelinfiguren von *Prorodon* etc. beschriebenen myelinartigen Hülle anschliessen. Doppelbrechung konnte auf diesem Stadium (Fig. 31a—c) mit Sicherheit nicht festgestellt werden, weshalb ich die Substanz als Paramyelin bezeichnete, zumal auch andere Factoren eine directe Identificirung mit Myelin nicht zulassen. Aber die später zu beschreibenden Veränderungen dieser Tropfen werden die Berechtigung unserer Annahme, dass es sich um eine myelinartige Substanz handelt, erkennen lassen. Gegen die Möglichkeit, sie den Interalveolartropfen direct gleich zu setzen, spricht ferner ihr Flüssigkeitsgrad. Bilder, wie man sie erhält, sobald die Cilienbewegung etwas ruhiger wird (Fig. 30), deuten unbedingt auf eine ziemlich zähflüssige Consistenz ihres Inhalts hin. Man muss sich nur fragen, wie es überhaupt möglich ist, dass alle diese von der verflüssigten Pellicula begrenzten Tropfen, obgleich sie, so dicht an einander gedrängt, die Oberfläche des Infusors förmlich übersäen, ihre Selbständigkeit bewahren, nicht, wie bei *Paramaecium*, zu einem einzigen grossen Flüssigkeitstropfen zusammenfliessen.

Meiner Ansicht nach lassen sich alle diese Schwierigkeiten am einfachsten lösen, wenn wir annehmen, dass durch die Wirkung des Druckes eine partielle Verflüssigung der Pellicula eintritt, dass in Folge dieser Verflüssigung die Pellicula für Wasser leicht durchgängig wird, das osmotische wirksame Protoplasma sich nun aber nicht einfach in dem Wasser löst, sondern zugleich mit seiner Lösung tief greifende chemische Umlagerungen erfährt. Dabei entsteht jene Substanz, welche den Inhalt der Tropfen bildet, das Paramyelin. Ab und zu kann man derartige, frei in der Kochsalzlösung flottirende Degenerationstropfen finden, welche mit Hülfe der auf ihrer Oberfläche zerstreuten oder

büschelartig festsitzenden, unregelmässig schlagenden Cilien schwache Rotationsbewegungen ausführen. Jedoch muss ich betonen, dass die Flimmerhaare hier ihren Anheftungspunkt nicht verlassen. Wahrscheinlich rührt dies von der geringern Flüssigkeit der Pellicula her. Immerhin findet man cilientragende Tropfen nur recht selten, da die Flimmern meist sofort bei Eintritt der Verflüssigung an der betroffenen Stelle abgeworfen werden. Einige Male fand ich solch isolirte Paramyelin-tropfen, auf deren Rand lebhaft sich hin und her windende oder schraubenartig schlängelnde Fortsätze festsassen, die aus einer Kette kleiner, stark glänzender und blau schillernder Tröpfchen bestanden (Fig. 32 1). Um in Zerfall begriffene Cilien oder Bacterien, was ich zuerst vermuthete, konnte es sich nicht handeln; denn die Tröpfchen verschwanden allmählich, und die Fortsätze wuchsen zu doppelt so langen feinen Fäden aus, die nur noch eine kleine knöpfchenartige Endanschwellung trugen (Fig. 32 2). Später, als ich ganz ähnlich aussehende und sich ebenso verändernde Myelingeilde des ölsauren Heptylamins zu Gesicht bekam, drängte sich mir die Ansicht auf, dass in jenen räthselhaften Gebilden wohl Myelinfiguren vorgelegen haben mussten. Da ausserdem zweifellos echte Myelinbildungen (Fig. 33) bei der Auflösung des Protoplasmas von *Opalina* beobachtet wurden, welche sich durchaus jenen von *Stylonychia* anschlossen, halte ich diese Auffassung für berechtigt.

Die Loslösung und Neubildung von Paramyelintropfen dauert ungefähr 30 Minuten bis 1 Stunde, je nach der Intensität des Druckes. Allmählich begannen die Cilien, je nachdem die Zerstörung fortgeschritten war, ihre Bewegungen einzustellen und starrten schliesslich als ein Wald vielfach verschlungener Gebilde über die Oberfläche hervor. In die zuletzt entstandenen Tropfen sah man hin und wieder kleine Granula vom Protoplasma her eintreten, ein Zeichen, dass die Zerstörung nunmehr auch die tiefer liegenden Schichten ergriffen hatte.

Die vom Protoplasma-leib losgelösten Degenerationstropfen machen im Verlauf der nächsten 20 Minuten bis  $1\frac{1}{2}$  Stunden — seit ihrem Entstehen — folgende Veränderungen durch. Ihr Glanz und ihre Farbe werden intensiver. Von Doppelbrechung lassen sie nichts erkennen. Als bald erscheint auch ihr Inhalt nicht mehr homogen, sondern von einer durchaus gleichmässigen, äusserst feinen Körnelung durchsetzt (Fig. 31d). Auf diesem Stadium erweisen sie sich schwach doppelbrechend. Manche, namentlich kleinere und gleich am Anfang losgelöste Tropfen bleiben so dauernd erhalten. Sie machen den Eindruck einer geronnenen Masse. Die Kugelgestalt bleibt erhalten.

Wenn man sie zerquetscht, so platzt ihre Membran, ihr Inhalt jedoch mischt sich nicht mit der Kochsalzlösung. Stets tritt diese Veränderung, welche auf einer Trennung zweier verschieden lichtbrechender Substanzen beruht, zuerst in kleinen Tropfen auf und wird dann allmählich auch in grössern sichtbar. Letztere entwickeln sich weiter. Die Granulirung wird gleichmässig zunehmend gröber, und alsbald kann man ohne Mühe constatiren, dass es sich um eine äusserst feine Emulsion handelt: einer stärker lichtbrechenden Grundsubstanz sind kleine bis kleinste hyaline Tröpfchen eingelagert. Von hier aus (Fig. 31e) entwickelt sich die Structur nach zwei Richtungen weiter.

Die Veränderungen in der einen Richtung sind in Fig. 31f—h wiedergegeben. Der emulsive Charakter verliert sich nach einiger Zeit wieder, in einzelnen Partien schneller als in andern. Dafür treten an den betreffenden Stellen gegen die Umgebung durch einen scharfen Contour abgegrenzte, unregelmässige Räume auf, welche rasch grösser werden und von einer vollständig hyalinen, durchscheinenden Flüssigkeit erfüllt sind. In dem Maasse, als der emulsive Charakter schwindet, dringen diese Räume nach allen Richtungen in den Tropfen vor, vereinigen sich an ihren Berührungsstellen, und schliesslich stellt letzterer nur noch eine von seiner frühern Membran begrenzte Blase dar, erfüllt von einer hyalinen Flüssigkeit, in welcher einzelne grössere oder kleinere Centren einer blau schimmernden, durchaus homogenen und sehr stark lichtbrechenden Substanz suspendirt sind. Diese Paramyelincentren sind deutlich doppelbrechend. Entweder sitzen sie der Tropfenmembran an und runden dann allmählich ihre frei in den centralen Flüssigkeitsraum ragende unregelmässige Oberfläche ab oder liegen isolirt innerhalb des Tropfens. In letzterm Fall kugeln sie sich vollständig ab, ein Beweis für ihre Flüssigkeitsnatur. Auch können benachbarte Centren mit einander verschmelzen. Aus der Langsamkeit zu schliessen, mit der diese Vorgänge sich abspielen, kam ihr Flüssigkeitsgrad dem eines eingedickten Oeles sehr nahe. Eine Volumänderung hatte bei dieser Entmischung nicht stattgefunden. Allmählich beginnt der Contour der Blasen unregelmässig wellig zu werden, und schliesslich bilden sich an den Centren scharf vorspringende Ecken aus. Einzelne der Paramyelinschollen schieben sich dabei langsam über die Oberfläche heraus, trennen sich ab und schwimmen weg. Das in der Tropfenmembran dadurch entstandene Loch wird nicht mehr verschlossen. Wie lange man die Paramyelingebilde nun weiter verfolgt, sie bleiben unverändert. Allerdings büssen sie mehr oder weniger ihre Kugelgestalt ein, sie scheinen zu erhärten. Ihre Doppelbrechung ist

recht stark. Die Tropfenmembran fällt unter Faltung immer mehr zusammen und verschwindet schliesslich.

Dieser Entmischungsprocess findet natürlich in den allerverschiedensten gestaltlichen Umbildungen seinen Ausdruck. Die hyaline Flüssigkeit sammelt sich z. B. in der Mitte des Tropfens zu einer grossen Vacuole an, um welche das Paramyelin eine dicke, einheitliche Hülle bildet (Fig. 34 *R*), oder es ballt sich umgekehrt die myelinartige Substanz in der Mitte des Tropfens zu einer einzigen grossen Scholle zusammen, welche allseitig von der ihrerseits wieder in Tropfenmembran eingeschlossenen wässrigen Flüssigkeit umspült ist. Auch kann der Paramyelin kern seinerseits wieder von verschiedenen Vacuolen durchsetzt sein (Fig. 34 *S*) oder umgekehrt können sich in der hyalinen centralen Vacuole einige abgesprengte Paramyelintröpfchen finden (Fig. 34 *T*) etc. In allen nur möglichen Combinationen tritt dieser Zerfall der Tropfen auf, aber überall liegt ihm dasselbe Princip zu Grunde, ein Entmischungsvorgang.

Die andere, ebenfalls von schaumig structurirten Tropfen ausgehende Entwicklungsrichtung passirte nach und nach Stadien, wie sie in Fig. 31f'—h' wiedergegeben sind. Der emulsive Charakter geht ebenfalls verloren, und der Tropfeninhalt stellt alsbald ein inniges Gemenge zweier verschieden lichtbrechender Substanzen dar, von denen die stärker lichtbrechende, das Paramyelin, zu kleinsten Tröpfchen geballt, in lebhafter Molecularbewegung in der wässrigen Tropfenflüssigkeit, welche durch Zusammenfluss der Vacuolen des schaumig structurirten Tropfens entstanden war, umherwimmelt. Allmählich nimmt die Zahl der Paramyelin körnchen immer mehr ab, ihre Grösse dagegen immer mehr zu, die Molecularbewegung wird langsamer, schliesslich platzt die Tropfenmembran und sinkt, sich faltend, gegen den klaffenden Spalt hin zusammen, durch welchen der Inhalt ausfliesst und sich mit dem umgebenden Medium mischt, während die Paramyelintröpfchen sich rastlos vibrirend zerstreuen. Die nahe liegende Vermuthung, dass die grössern Tröpfchen durch Zusammenfluss kleinerer entstanden waren, bestätigte sich; denn eine grosse Anzahl von ihnen erwies sich als äusserst fein punktirt, d. h. zusammengesetzt aus vielen kleinern, stark glänzenden Körnchen, die noch nicht mit einander verschmolzen, wohl aber verbacken waren. Viele erscheinen durchaus compact und massiv, andere dagegen erwiesen sich als deutliche hohle Bläschen mit recht verschiedener Wanddicke, so dass der helle Flüssigkeitsraum in ihrem Innern oft excentrisch gelagert war. Auch diese Hülle machte manchmal den Eindruck einer feinen Granulirung. Auch diesen Umbildungen

liegt zweifellos dasselbe Princip zu Grunde, wie den zuerst beschriebenen, eine Entmischung. Welche Veränderungen die causalen Bedingungen hierfür abgegeben haben, bleibt noch ein Räthsel.

Während sich so allmählich der Zerfall der Degenerationstropfen entwickelte, hatte der centrale Protoplasmaleib der *Opalina* weitgehende Veränderungen durchgemacht. In dem reich anastomosirenden, protoplasmatischen Strangwerk war es namentlich in den äussern Plasmalagen zu einer centralwärts immer fortschreitenden Ausscheidung einer paramyelinartigen, schwach doppelbrechenden Substanz, die in Form ovaler bis runder, globulinenartiger Tröpfchen angeordnet war, gekommen (Fig. 34). In ihrem Aussehen stimmten sie vollkommen mit den beim Zerfall der Tropfen aufgetretenen Paramyelincentren überein. Sie bildeten zusammen mit den früher erwähnten Granula, Excretkörnern, Fetttropfen und Kernen eine so dicht verbackene Masse, dass von Protoplasmastructur unmöglich etwas zu erkennen war. In der Auffassung, dass es innerhalb des Protoplasmaleibs, der inzwischen eine bedeutende horizontale Flächenausbreitung erfahren hatte, zu einem ganz ähnlichen Entmischungsprocess kam wie in den Degenerationstropfen, wurde ich bestärkt durch die Beobachtung, dass die genannten globuliteartigen, homogenen Tröpfchen nach einiger Zeit eine feine Granulirung erkennen liessen und oft in eine grössere Anzahl kleinster Körnchen zerfielen, die unverändert erhalten blieben. Alle Vacuolen und Flüssigkeitsräume, welche vorher die Maschen des wabigen Netzwerks erfüllten, waren verschwunden und an ihre Stelle eine Substanz getreten, welche dicht von den erwähnten Inhaltskörpern durchsetzt war. Nirgends war etwas von Molecularbewegung zu sehen, auch konnte sie durch Erschütterungen nicht hervorgebracht werden. Wahrscheinlich war das gesammte äussere Plasma aufgelöst worden analog den Degenerationstropfen und hatte hierauf eine diesen entsprechende Entwicklung erfahren. Damit war natürlich der Tod des Infusors eingetreten. Nun erfuhr jedoch diese Zerfiessungserscheinung durch einen Vorgang, welcher in seinen ersten Anfängen schon während der Bildung der Degenerationstropfen erkennbar war, aber erst postmortal zur Entfaltung kam, eine wesentliche Complication. Das Paramyelin war nämlich nicht der einzige optisch unterscheidbare Körper, welcher sich bei diesem nekrobiotischen Process aus dem Protoplasma hervorbildete. Mit dem Auftreten der Paramyelintropfen hatten schliesslich Alveolarsaum und Pellicula eine vollständige Zerstörung erlitten und waren geschwunden und das Plasma dadurch in directe Berührung mit dem umgebenden Medium gekommen.

Nun kam allgemein bei jedem Individuum, einige Zeit nachdem die grösste Anzahl jener Tropfen bereits losgelöst und in Zerfall begriffen war, die Cilien dagegen an den verschont gebliebenen Partien ihre Thätigkeit noch nicht eingestellt hatten, im Entoplasma aber schon die genannte Sonderung in zwei verschiedene Körper im Gange war auf der Oberfläche des Infusors eine zweite, vollkommen homogene und hyaline flüssige Substanz zur Ausscheidung (Fig. 34 *H*), welche sich nicht mit dem umgebenden Medium mischte. An den Stellen, an welchen der Alveolarsaum und die Pellicula vollständig geschwunden sind, fiesst sie in Gestalt rasch grösser werdender Tropfen hervor (Fig. 34) und breitet sich zwischen den zerfallenden Paramyelintropfen aus, an Umfang diese weit übertreffend. An den Stellen, an welchen die Pellicula noch erhalten ist, bildet sie zwischen Plasma und letzterer einen breiten Flüssigkeitsstreifen (Fig. 34 *F'*), welcher einzelne, bald tropfenförmig runde, bald beliebig gestaltete Fortsätze über die Oberfläche entsendet. Diese Substanz ist nicht stärker lichtbrechend als das umgebende Medium, aber gegen letzteres durch eine äusserst feine Lamelle abgegrenzt. Wenn diese secundären Tropfen eine gewisse Grösse erreicht haben, fangen sie an, unter Faltung ihres Oberflächenhäutgens und Schrumpfung in sich zusammen zu sinken (Fig. 34 *U*). Zugleich tritt in ihrem bisher homogenen Inhalt ein feines körniges oder fädiges Gerinnsel auf, und langsam schreitet diese Ausscheidung durch den ganzen Tropfen fort.

Metamorphotische Degenerationsvorgänge ganz ähnlicher Natur spielen sich beim Zerfliessen von *Balantidium entozoon* EHRBG. sp., einem Parasiten des Enddarms von *Rana*-Arten, ab. Zunächst kommt es bei Einwirkung des Deckglasdrucks zu einer Verflüssigung der Pellicula und einer vollständigen Zerstörung des Alveolarsaums, welche sich jedoch nicht nur in einer Vernichtung der Structur, sondern, wie bei *Opalina*, in einer gleichzeitigen, weitgehenden, chemischen Veränderung des Protoplasmas unter der Einwirkung des Quellungswassers ausspricht und zur Bildung wahrscheinlich desselben Körpers (Paramyelins) wie bei *Opalina* führt. Diese Zerstörung bleibt bald nur auf einzelne Partien beschränkt, und es entstehen dann tropfenförmig runde oder auch steil cylindrische, keulenförmige bis unregelmässig gelappte Fortsätze (Fig. 35), alle überkleidet von der verflüssigten Pellicula, manchmal mit Cilien besetzt, alle erfüllt von einer blau schillernden Substanz, welche gegen das Protoplasma durch die innere Alveolarlamelle begrenzt ist. Ist letztere gesprengt, so treten losgelöste Granula in die Tropfen ein und treiben sich in denselben in Molecular-

bewegung umher. Die abenteuerliche Gestalt dieser Gebilde kann nur verstanden werden, wenn wir entweder eine relativ grosse Festigkeit der Pellicula oder einen geringen Flüssigkeitsgrad des Tropfeninhalts annehmen. Letzteres halte ich für wahrscheinlicher, da auch die BROWN'sche Bewegung in ihnen gewöhnlich bald zur Ruhe kommt und nie die Intensität besitzt wie in dünnflüssigen Substanzen. Möglicher Weise kommen auch beide Factoren in Betracht. Bei andern Individuen wieder ergreift dieser metamorphotische Process die gesammte Oberfläche des Infusors (Fig. 36), so dass die cilientragende Pellicula vollständig von der innern Alveolarlamelle abgehoben wird und zwischen beiden ein von welligen äussern Contouren umgebener und einer speckartig glänzenden Masse erfüllter Raum entsteht; wenn letztere vorfließt und sich horizontal ausbreitet, entstehen die abenteuerlichsten gestalteten Fortsätze, die sich auch loslösen können und isolirt allmählich ovale bis runde Form annehmen. Die Loslösung erfolgt ganz allmählich, und lange noch bleiben die Tropfen durch fadenartige Stränge mit dem Infusor in Verbindung. Die innere Alveolarlamelle bleibt oft lange intact erhalten und bildet die Grenze des Protoplasmaleibs gegen die fettartige Hülle. Wie wir schon bei *Opalina* sahen, treten in dieser Substanz, mag sie sich in einzelnen Tropfen über die Oberfläche erheben (Fig. 35) oder saumartig den Körper umziehen (Fig. 36), Vacuolen auf, welche mit zunehmender Grösse das Paramyelin in einzelne Centren zersprengen. Die Vacuolenbildung erfolgt spontan unter Ausscheidung einer in kleinen Tröpfchen angeordneten wässrigen Flüssigkeit, wie bei *Opalina*.

Mit diesen Veränderungen an der Oberfläche sind auch tiefgreifende Umbildungen im centralen Protoplasmaleib verbunden. Mit der Volumzunahme und Entstehung eines Tropfens ist eine stärkere Verflüssigung der unterliegenden Plasmaschichten verbunden, wie die innerhalb der Verflüssigungszone auftretende Molecularbewegung anzeigt. Letztere wird manchmal plötzlich sistirt, setzt dann wieder ein etc. Begleitet ist die Verflüssigung von einem Entmischungsvorgang; überall im Plasma (Fig. 37) treten Tropfen oder beliebig gestaltete Ansammlungen einer mit Wasser nicht mischbaren, fettig glänzenden Substanz auf, welche durchaus den secundären Tropfen von *Opalina* gleicht und sich scharf von einer durchschimmernden gallertigen Masse, in welcher die Granula und Excretkörner eingelagert sind, sondert. Sie zersprengt und zerklüftet das Protoplasma allmählich in unregelmässige Schollen, drängt sich gegen die Peripherie hin vor und fließt, soweit sie nicht durch dazwischen liegende

Partien dicht verbackener Granula, deren gallertige Grundsubstanz nun geronnen zu sein scheint, gehindert wird, auch in die Kochsalzlösung hinein unter Abrundung zu Tropfen. Die Paramyelintropfen zeigen jetzt, soweit sie nicht durch Vacuolisation zersprengt worden sind, eine feine Granulirung; sie sehen wie geronnen aus, haben sich im Uebrigen jedoch nicht verändert und gehen auch keine weitem Umbildungen ein. Dieselbe Granulirung tritt nach einiger Zeit auch in den sich immer noch vorschiebenden Massen des fettartigen Entmischungsproducts des Protoplasmas ein.

Dieser degenerative Process breitet sich allmählich durch den ganzen Infusorienleib aus und zersprengt ihn in zahlreiche isolirte Schollen, und endlich sieht man überall am Rande tropfenförmig runde, in den mittlern Partien beliebig geformte Klumpen einer fein granulirt oder wabig geronnenen blau schillernden Substanz (Fig. 38), allseitig umgeben von einer in netzig verzweigten Bahnen dazwischen angeordneten, durchscheinenden Masse, in welcher dicht verbacken die Inhaltkörper des Protoplasmas liegen.

Wird das Thier von Anfang an stärker gepresst, so entstehen an einigen beliebigen Stellen, unter gleichzeitiger Zerstörung des Alveolar-saums und Verflüssigung der Pellicula, Paramyelintropfen, in welche das horizontal sich ausbreitende Protoplasma wie ein zähflüssiger Brei hineinfließt, die Tropfenmembran zum Platzen bringt und nun bei directer Berührung mit dem umgebenden Medium ganz dieselben Veränderungen erleidet, wie wir sie soeben besprachen: Ausscheidung einer in Tropfen angeordneten, mit Wasser nicht mischbaren Flüssigkeit, die stets frei ist von jeder Art von Inhaltkörpern und später gerinnt, ebenso wie die Anfangs flüssige Substanz, welche die Granula umschliesst.

Der Kern gerinnt. Die contractilen Vacuolen erleiden Veränderungen, wie wir sie früher bei *Stylonychia* etc. kennen gelernt haben.

#### IV. Rückblick.

Die vorliegenden Untersuchungen über das Zerfliessen der Infusorien durch Druck, namentlich die ausserordentlich complicirten Vorgänge beim allmählichen Absterben der parasitischen Formen, für deren richtige Beurtheilung uns heute noch zum grössten Theil jedes Verständniss fehlt, haben uns auf ein, wir können sagen, bisher vollständig unbearbeitetes Gebiet geführt, die Erforschung der Pathologie und vor allem der nekrobiotischen Erscheinungen der Infusorien. Ge-

wiss haben O. F. MÜLLER, EHRENBERG, DUJARDIN und FABRE-DOMERGUE nekrobiotische Prozesse an Protozoen beobachtet, aber keiner von ihnen vermochte die wahre Natur der Degenerationsproducte zu erkennen; im Gegentheil haben DUJARDIN und FABRE ihre an pathologisch veränderten Zellen gemachten Beobachtungen in entgegengesetzter Richtung zur Aufstellung einer Lehre vom Bau der normalen lebendigen Substanz verwerthet. Ebenso wenig kann dies von MAGGI gelten, indem er zu der Ansicht kam, dass das Myelin directen Antheil am Aufbau des lebendigen Protoplasmas nehme, also ein mit dem Begriff des Protoplasmas zu verbindender substantieller Factor sei, kein Zersetzungsproduct des letztern.

Wir suchten nachzuweisen, dass die Sarkodetropfen DUJARDIN's zwei principiell verschiedene Bildungen sind: im ersten Fall die sog. Inter-alveolartropfen, welche, wie schon BÜTSCHLI (10, p. 1822) richtig vermuthete, „durch eine wirkliche Auflösung der äussersten Körperschicht entstehen, indem an gewissen Stellen rasch grosse Quantitäten Wasser aufgenommen werden“, im zweiten Fall wirkliche Protoplasmatropfen. Wir suchten ferner zu zeigen, dass allen den vielgestaltigen äussern Formen, in welchen das Zerfliessen auftritt, stets dasselbe Princip zu Grunde liegt, nur modificirt durch ein verschiedenes Verhalten des Protoplasmas gegen Wasser. Die Verflüssigung der Pellicula muss, meiner Ansicht nach, als eine spezifische Druck- oder Dehnungswirkung aufgefasst werden. Dadurch wird sie in sehr hohem Maasse durchgängig für Wasser, auf dessen Einwirkung die übrigen Veränderungen des Protoplasmas zu setzen sind. In allen jenen Fällen, in welchen sich das Protoplasma mehr oder minder vollständig in Wasser löst, geht der Auflösung eine Wasseraufnahme (Quellung) voraus, welche sich zunächst in einer Grössenzunahme der Wabenhohlräume ausspricht, wie man durch Beobachtung an jedem Object leicht feststellen kann. Dadurch wird das Enchylema, welches wahrscheinlich eine sehr wässrige Lösung darstellt, verändert, und somit werden die bisher bestehenden molecularen Beziehungen zwischen Plasma und Enchylema andere. In Folge dieser schädlich wirkenden Störung des molecularen Gleichgewichtszustands zwischen den beiden Elementen des Protoplasmas beginnt die Gerüstsubstanz Wasser aufzunehmen, sie wird voluminöser, die Enchylematröpfchen werden mehr und mehr aus einander geschoben. Damit geht der typisch wabige Bau des Protoplasmas verloren, die Structur nimmt einen mehr emulsionsartigen Charakter an. Je wasserhaltiger das Plasma wird, desto mehr nimmt sein Lichtbrechungsvermögen gegen-

über dem Enchylema ab, und schliesslich schwindet jede sichtbare Grenze zwischen der plasmatischen Grundsubstanz und den in ihr suspendirten Vacuolen, den durch  $H_2O$ -Aufnahme vergrösserten und veränderten Enchylematröpfchen; damit hat das Plasma den Charakter einer mehr oder weniger zähflüssigen, homogen erscheinenden Emulsion angenommen, welche bei weiterer Wasseraufnahme in eine vollständige Lösung übergehen kann, d. h. in eine wirkliche Lösung des Plasmas und Enchylemas in einander und im umgebenden Wasser. Dass hierbei das Protoplasma nicht entschaumt worden ist, wie dies in andern Fällen auf andere Weise zu Stande kommen kann, sondern die homogen aussehende Masse noch einen emulsionsartigen Bau besitzt, zeigt die in bestimmten namhaft gemachten Fällen mögliche Sichtbarmachung einer Wabenstructur durch Zusatz von wasserentziehendem Alkohol unter gleichzeitiger Schrumpfung. Wenn dagegen aus sehr dünnflüssigem, verändertem Plasma durch Alkohol nur ein körniges bis fädiges Gerinnsel ausfällt, so beruht dies meiner Ansicht nach auf Folgendem. Die in dem soeben angegebenen Zustand noch wabig gerinnende Emulsion von Enchylematröpfchen in sehr wasserhaltig gewordenem Plasma ändert bei weiterer Wasseraufnahme ihren Charakter dahin, dass sie in eine Emulsion von veränderten Plasmatröpfchen in Enchylema übergeht, indem benachbarte Enchylemabläschen in einander fliessen. Dadurch werden Theile des plasmatischen Gerüstwerks abgesprengt, kugeln sich wegen ihres leicht flüssigen Zustandes ab und erscheinen nun als Tröpfchen, welche in den in einander geflossenen Enchylemabläschen suspendirt sind. Wird zu einer derartigen Emulsion von Plasmatröpfchen in Enchylema Alkohol zugegeben, so wirkt er wasserentziehend auf die sehr wasserreichen Plasmatröpfchen, sie werden verdichtet und fallen als körnig globulitenartige Bildungen aus.

Die in jedem einzelnen Fall beobachtete Verlangsamung der Frequenz der contractilen Vacuolen unter gleichzeitiger Zunahme ihres diastolischen Volums muss als eine directe Folge der durch den Druck und die Einwirkung des Wassers hervorgerufenen Stoffwechselstörungen des Protoplasmas und der damit im Zusammenhang stehenden Verquellungs- und Verflüssigungserscheinungen angesehen werden. Ich stimme der von SCHWALBE (62) vertretenen Ansicht: dass die Veränderungen am System der contractilen Vacuolen auf einer Herabsetzung der Erregbarkeit des Protoplasmas in Folge des bei der Wasserverdunstung eintretenden Sauerstoffmangels beruhen und sich deshalb mehr Wasser ansammeln müsse, um eine Entleerung zu bewirken, in so fern

zu, als bei directer Druckwirkung eben sowohl als bei Wasserverdunstung zweifellos Sauerstoffmangel eintritt. Denn: als unmittelbare Folge der Druckwirkung ergeben sich bei einem zwischen Objectträger und Deckglas durch Druck auf das letztere festgelegten Infusor folgende drei wesentlichen Veränderungen: 1) Dehnung der Pellicula; 2) Druckerhöhung innerhalb des von der Pellicula umschlossenen Protoplasmas, die ich kurz als „Binnendruckerhöhung“ bezeichnen will; 3) bedeutende Verkleinerung der mit dem umgebenden Wasser in unmittelbarer Berührung stehenden freien Körperoberfläche des Infusors, indem die dem Objectträger und Deckglas anliegenden Theile von der Berührung ausgeschlossen sind. Wenn wir uns über die Wirkungen der Erhöhung des Binnendrucks nur in Vermuthungen ergehen können, in so fern eine Erhöhung des Binnendrucks sehr wahrscheinlich chemische Umlagerungen des Protoplasmas zur Folge hat, führt uns die unter 3) angegebene Thatsache auf einen viel sicherern Boden. Denn eine Verkleinerung der mit dem Wasser in directer Berührung stehenden Körperoberfläche des Infusors bedeutet für dasselbe ohne Zweifel eine recht beträchtliche Verkleinerung der athmenden Fläche, d. h. die Sauerstoffzufuhr ist im Vergleich zum nicht gepressten Thier bedeutend herabgesetzt, während die Kohlensäure producirende Protoplasma-masse keine Verminderung erfahren hat; die durch den Athmungsprocess gelieferte Kohlensäure ist also beim gepressten Thier wohl dieselbe wie beim freischwimmenden. Mit der Verkleinerung der athmenden Oberfläche ist aber auch die  $\text{CO}_2$  abgebende Fläche verkleinert, es wird also nicht alle producirte  $\text{CO}_2$  an das Wasser abgegeben werden können. Sie muss sich somit im Protoplasma aufspeichern. Diese Speicherung von  $\text{CO}_2$  im Protoplasma ist sehr wahrscheinlich eine Ursache der Herabsetzung der Vacuolenfrequenz und der Gerinnung der centralen Partien aller grössern Infusorien im Gegensatz zu den peripheren, sich auflösenden. Denn  $\text{CO}_2$  wirkt wie ein Gerinnungsmittel. Ich verweise daher auf meine Versuche mit  $\text{CO}_2$ -Einwirkung und sauerstoffentziehenden Agentien.

Die Zeit, innerhalb welcher die normale Maximalfrequenz bis zu dem jeweils beobachteten Minimum fällt, ist in diesen Versuchen eine indirecte Function des Anfangsdrucks, d. h. je geringer der Anfangsdruck auf das Thier ausgeübt war, desto grösser ist die Zeit, welche verstreicht, bis das Minimum der Contractionsfrequenz erreicht ist, und desto allmählicher gehen die verschiedenen Abstufungen von

der Maximalfrequenz zu den relativ grossen Intervallen zwischen zwei Entleerungen kurz vor dem Stillstand der Vacuolenthätigkeit in einander über. Dabei ist jedoch zu berücksichtigen, dass diese Behauptung nur gilt, wenn der Mund in offener Communication mit dem umgebenden Medium steht, nicht dagegen, wenn er direct der Fläche des Objectträgers oder Deckglases anliegt. In diesem Fall ist eine Wasseraufnahme, so weit sie nicht auf diosmotischem Wege geschieht, überhaupt verhindert und damit der ganze Stoffwechsel gestört, was nicht ohne Einfluss auf die Function der contractilen Vacuole bleiben kann. Ich habe öfters beobachtet, dass Paramäcien in der genannten Lage eine bedeutend raschere Abnahme der Vacuolenfrequenz zeigten als andere, die in demselben Präparat unter gleichem Deckglasdruck neben ihnen lagen, jedoch Wasser ungehindert durch das Cytostom aufnehmen konnten. Auch wurde bei erstern die Grössenzunahme der Vacuole, welche mit der Abnahme der Entleerungsfrequenz sonst stets verbunden ist, meist vermisst oder war doch nie so ausgeprägt wie bei den übrigen.

VERWORN (68, 69) hat zum ersten Mal einen Vergleich der nekrobiotischen Erscheinungen der Einzelligen mit den Absterbeerscheinungen der Gewebeelemente vielzelliger Thiere versucht. Wie meine Untersuchungen zeigten, vermag ich jedoch seine Lehre vom körnigen Zerfall des Protoplasmas der ciliaten Infusorien nicht zu bestätigen und halte sie daher auch nicht für zutreffend. Wir haben gesehen, dass der Verlauf des nekrobiotischen Processes bei *Paramecium*, *Bursaria* und den sich ihnen anschliessenden Formen sehr einfach ist, indem das Protoplasma unter Einwirkung des Druckes und Wassers entweder durch Coagulation der Eiweisskörper zerstört oder mehr oder minder vollständig aufgelöst wird, ohne dass dabei irgend welche besonders auffallende metamorphotische Producte auftreten. Es sind dies Vorgänge, die am lebhaftesten an jene Veränderungen histologisch differenzirter Zellen der Metazoen erinnern, welche man in der Pathologie <sup>1)</sup> als Coagulationsnekrose und Colliquation (Verflüssigung) bezeichnet und unter dem gemeinsamen Namen der Nekrosen zusammenfasst. Complicirter wird der Vorgang bei jenen Infusorien (*Prorodon*, *Hypotricha* etc.), bei denen mit der Verflüssigung des Protoplasmas zugleich die Bildung einer Substanz verbunden ist, welche man als Myelin bezeichnet, so dass man von einer „myelinen Degeneration“ des Infusors reden könnte. Man ist

1) Vgl. E. ZIEGLER (75, p. 80—119).

heute in der physiologischen Chemie der Ansicht, dass das Myelin (eine zuerst von VIRCHOW beim Zusammenbringen von markhaltigen Nervenfasern mit Wasser aufgefundene, später viel untersuchte Substanz, die eine umfangreiche Literatur hervorgebracht hat) kein chemisches Individuum, sondern ein Zersetzungsproduct fettsäurehaltiger Körper ist. Es würde den Rahmen dieser Arbeit überschreiten, wenn ich auf alle seine Darstellungen aus Extracten der verschiedensten Gewebe des Körpers eingehen wollte. Ich will nur hervorheben, dass NEUBAUR (46) zum ersten Mal künstliche Myelingeilde dargestellt hat beim Zusammenbringen von Oelsäure mit Ammoniak oder Zusatz einer Seifenlösung zu Cholestearin, einem Gallenbestandtheil, und dass in neuester Zeit im Laboratorium des Herrn Prof. KRAFFT in Heidelberg eine Reihe von Heptylaminseifen synthetisch hergestellt wurden, welche Myelingeilde bei Berührung mit Wasser in auffallend schöner Weise entstehen lassen. Nun wurde durch die Untersuchungen von REINKE u. RODEWALD (55) über das Protoplasma von *Aethalium septicum*, dessen Gerüstsubstanz sie als eine Combination von löslichen Eiweisstoffen (den Globulinen, Myosin und Vitellin) mit dem unlöslichen, eiweissähnlichen „Pastin“ erkannten (p. 49—52), ziemlich wahrscheinlich gemacht, dass in demselben ausserdem noch einige Moleküle einer Fettsäure aus der Reihe der Stearin- und Oelsäuren vorkommen. Berücksichtigen wir diese Erfahrungen, zusammen mit der Thatsache, dass beim Zerfliessen Myelin entsteht, so wird es nicht unwahrscheinlich, dass Combinationen höherer Fettsäuren mit Aminien Antheil an der Zusammensetzung des Protoplasmas besitzen. Ob wirklich das nach den verschiedenen Methoden hergestellte Myelin ein und dieselbe Substanz ist, werden spätere Untersuchungen noch festzustellen haben.

Eine weitere Complication nach einer andern Richtung hin haben die Vorgänge beim Zerfliessen von *Opalina* und *Balantidium* ergeben. Es handelt sich hier ebenfalls wie bei der myelinen Degeneration um einen metamorphotischen Nekrobioseprocess, bei welchem es gleichfalls zur Bildung vorher im Plasma der Zelle nicht vorhandener Substanz kommt, die wir als Paramyelin bezeichneten, weil es neben ihr noch zur Entstehung von Myelin kommen kann (*Opalina*). Ich habe schon früher erwähnt, dass ich mit diesem Namen nichts über die chemische Constitution des Körpers ausgesagt haben will. Erst bei der Niederschrift des Manuscripts wurde ich durch die Lectüre medicinischer Arbeiten darauf aufmerksam, dass in der Pathologie ein ganz ähnlicher Degenerationsvorgang bekannt ist, den VIRCHOW (70) als Amyloid-Metamorphose beschrieben hat. Das Amyloid ist eine stickstoffhaltige,

speckartig glänzende Substanz, welche im Anschluss an eine Reihe sehr tief in den Stoffwechsel störend eingreifender Erkrankungen von den betroffenen Zellen nach aussen abgeschieden wird und in den verkittenden Bindesubstanzen zur Ablagerung gelangt. Sie ist durch eine Reihe von Reactionen wohl charakterisirt. Vielleicht ist es mir vergönnt, später die eventuellen Beziehungen des Paramyelins zum Amyloid zu untersuchen.

Jeden Falls geht aus diesen Untersuchungen hervor, dass, wie in andern Disciplinen der Biologie das Studium der Einzelligen wesentlich zur Kenntniss der elementaren Lebensvorgänge beigetragen hat, auch die Pathologie von ihnen in mancher Beziehung Förderung bei der Lösung schwebender Fragen erhoffen darf, weil an den Protozoen der Verlauf jener Vorgänge direct studirt werden kann, deren Existenz uns bisher nur aus den Endproducten ihres Verlaufs bekannt war.

### V. Wirkung indifferenten Salze.

Ogleich von vorn herein wegen der bekannten schrumpfenden Wirkung indifferenten Salzlösungen keine grosse Aussicht vorhanden war, durch deren Einwirkung Infusorien zum Zerfliessen zu bringen, habe ich trotzdem einige Versuche hierüber angestellt.

Bezüglich der Technik bei allen diesen Versuchen bemerke ich, dass alle chemischen Körper möglichst chemisch rein zur Verwendung kamen und in filtrirtem Culturwasser gelöst wurden. Alle Angaben über den Procentgehalt der Lösungen beziehen sich auf ihre wirkliche Concentration, da in jedem Fall ein Tropfen der doppelt so stark concentrirten Lösung mit einem gleich grossen die Infusorien enthaltenden Wassertropfen auf dem Objectträger gut gemischt wurde. Es wurden dabei Pipetten verwendet, deren Tropfengrösse durch Wägung vorher festgestellt war. Alle Versuche wurden bei Zimmertemperatur (16—18° R) angestellt. Ich schicke dies voraus, um nicht bei jeder Einzelangabe darauf zurückkommen zu müssen.

Nach BINZ (4) wirken bei *Paramecium colpoda* EHRBG. (= *Colpidium colpoda* STEIN) NaCl in 10proc. Lösung sofort, in 2proc. nach 5 Minuten, in 1proc. innerhalb 30—60 Minuten und verschiedene andere Salze, die ich nicht erwähnen will, weil ich selbst ihren Einfluss nicht untersucht habe und sie andererseits durch Gerinnung der Eiweisstoffe eine specifisch giftige Wirkung haben, tödtlich auf das Protoplasma. Im Allgemeinen konnte er feststellen, dass concentrirte Lösungen indifferenten Salze ein sofortiges Einschrumpfen des Thieres, dem ein späteres (wahrscheinlich postmortales) Aufquellen folgt, schwächere Lösungen eine Quellung nach Anfangs beschleunigter Wimperthätigkeit zur Folge haben. Nach ROSSBACH (58) bewirkte  $\frac{1}{2}$ proc. NaCl-Lösung bei *Stylonychia pustulata* O. F. M., *Euplotes charon* O. F. M. und

*Chilodon cucullus* O. F. M. sp. eine bedeutende Verkleinerung der contractilen Vacuolen um mindestens  $\frac{2}{3}$  des normalen Durchmessers unter gleichzeitiger Abnahme der Frequenz. Eine tödtliche Wirkung hatte sie nicht. In 1- und 2proc. Lösungen beginnt die Flimmerung durch Lähmung einzelner Cilien sehr unregelmässig zu werden. Die contractile Vacuole verkleinert sich noch mehr unter weiterer Verlangsamung ihres Rhythmus. Wenn später schliesslich der Körper, bei einzelnen *Stylonychien* und *Euplotes* schon nach  $\frac{3}{4}$  Stunden, platzte, oft explosionsartig unter Zerstieben des Inhalts nach allen Richtungen, so musste sicher eine nachträgliche Quellung unter Verflüssigung des Protoplasmas stattgefunden haben. Zu bemerken ist jedoch, dass die Wimperthätigkeit schon vorher zum Stillstand gekommen war, die Verflüssigung sich somit postmortal eingestellt hatte. Die individuellen Verschiedenheiten waren sehr gross. Nach 24stündiger Einwirkung von 1proc. NaCl-Lösung noch lebende *Euplotes* waren „geschwellt“, die Pulsfrequenz der contractilen Vacuole war noch mehr gefallen und blieb in ihrem Minimum dauernd erhalten. Aehnlich wirkten etwas stärkere Rohrzuckerlösungen. FABRE-DOMERGUE (28, p. 125) dagegen konnte *Stylonychia* und *Paramaecium* durch allmählichen Zusatz an 2,5proc. NaCl-Lösung gewöhnen. Das Anfangs sich stets verkleinernde diastolische Volum der contractilen Vacuole kehrte allmählich wieder zum normalen zurück, ebenso die zuerst stets herabgesetzte Frequenz. Dass mit der Anfangs vorhandenen Schrumpfung auch Gestaltveränderungen vor sich gehen, erwähnt keiner der genannten Forscher. Sie alle erschlossen aus der Verkleinerung der contractilen Vacuolen und der Verlangsamung ihrer Frequenz die flüssigkeitsentziehende Wirkung der geprüften Salze.

Es war nun nicht unwichtig, zu untersuchen, ob Lösungen indifferenten Salze, welche nicht mehr durch specifisch giftige Wirkung einen sofortigen Tod zur Folge haben, Anfangs eine schrumpfende, später dagegen eine quellende Wirkung besitzen, welche nicht nur zu einer Wiederherstellung der normalen Grösse und Frequenz der contractilen Vacuolen führen kann, sondern weiter geht, und das Thier, ähnlich wie specifisch quellende Mittel, zum Zerfliessen bringen können, und zweitens, ob die Quellung eine vitale oder postmortale Erscheinung ist.

*Paramaecium aurelia* zeigte, in  $\frac{1}{2}$ proc. NaCl-Lösung gebracht, zunächst in seinen Bewegungen nichts Unregelmässiges. Da die Thiere nur selten still liegen, ist eine Beobachtung der contractilen Vacuole unmöglich. Nur an einem Thier, welches sich in einen Haufen von Algenfäden verwickelt hatte und daher relativ ruhig lag, konnte kurze Zeit nach Einbringen in genannte Lösung festgestellt werden, dass die Frequenz der vordern contractilen Vacuole auf 37, 29, 41, die der hintern auf 28, 31, 30, 34 gefallen war. Das diastolische Volum schien nicht verändert. Die Gestalt war normal. Nach ca. 20—25 Min.

wurden die Bewegungen aller Thiere sehr beschleunigt; sie schossen, ihre gewöhnliche Bewegungsart in einer lang gezogenen Schraubenlinie beibehaltend, unruhig in dem Tropfen umher. Zählungen der Vacuolenfrequenz sind in Folge dessen unmöglich. Nach weitem 3 Min. blieb ein Thier, das ich gerade verfolgte, plötzlich still liegen. Am Vorderende hatte es die Trichocysten ausgeworfen; sie bildeten eine filzige Masse, in der das Infusor festklebte. Die Gestalt war verändert: das gewöhnlich abgerundete Vorderende war stark verjüngt, das Hinterende noch mehr als beim normalen Thier verschmälert, die Seitenränder waren wellig gebuchtet. Inzwischen waren die Trichocysten am ganzen Körper ausgeworfen worden. Eine Entleerung der contractilen Vacuolen war während der letzten 2 Min. nicht erfolgt, dagegen hatten sie während dieser Zeit bis zu annähernd normaler Grösse zugenommen. Nunmehr erfolgte fast gleichzeitig eine vollständige Contraction beider Vacuolen. Die Flimmerbewegung war ungeordnet: bald schlugen die Cilien schneller, bald langsamer, einzelne zeigten eine steife Haltung. Am Vorderende trat jederseits ein Inter-alveolartropfen auf, vollständig hyalin, ohne körnige Einschlüsse. Bald folgten an andern Stellen mehr. Inzwischen war die Flimmerung lebhaft geworden. Das Thier hatte sich aus seiner Trichocystenhülle herausgearbeitet und trat wieder in langsame Locomotion ein, indem es sich in der Richtung der Längsaxe, bald rechts, bald links drehend, vorwärts schob. Doch waren es nicht die typisch ausgeprägten Drehbewegungen, wie wir sie später kennen lernen werden. Einige Inter-alveolartropfen waren beim Anstossen an andere Infusorien geplatzt. Inzwischen waren neue entstanden; benachbarte flossen zusammen. Die contractilen Vacuolen waren zu grossen Blasen angeschwollen, welche den normalen Durchmesser um die Hälfte bis  $\frac{2}{3}$  übertrafen. Plötzlich entleerten sie sich, die vordere nur unvollkommen. Langsam nahm sie wieder an Volum zu. Nach 5 Min. lag das Thier still. Die Cilien schlugen nur schwach. Nach weitem 4 Min. hatten sie ihre Thätigkeit vollkommen eingestellt. Die Gestalt war wieder durchaus normal, der Körper von normalen Contouren begrenzt. Die contractilen Vacuolen sind um das Doppelte ihres Normalvolums angeschwollene lappige Blasen, die sich in den letzten 3 Min. 28 Sec. nicht mehr entleerten. Das Protoplasma zeigte keine Spur von Strömung. Es war geronnen. Der Körper war mit Inter-alveolartropfen besetzt. Andere Paramäcien boten dasselbe Bild oder waren noch in Stadien, die dieses Infusor schon durchlaufen hatte. Andere zeigten keine Veränderung und schwammen munter umher.

Im Verlauf der nächsten Stunde stellten sich an den leblosen Paramäcien rapid zunehmende Quellungserscheinungen ein, ganz ähnlich, wie wir sie bei  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Wirkung noch kennen lernen werden. Nicht nur, dass die Zahl der Inter-alveolartropfen immer mehr zunahm und einzelne sowohl durch Zusammenfluss kleinerer, als durch spontane Anschwellung eine Grösse erreichen konnten, dass sie sich schliesslich über das ganze Thier hinweg vom Vorder- bis zum Hinterende erstreckten, es trat auch eine allmählich das ganze Thier umfassende Abhebung des Alveolarsaums ein, und so entstand zwischen dem centralen, geronnenen Protoplasmaleib und erstem ein Raum, erfüllt mit der auf diffusionellem Wege aufgenommenen  $\text{NaCl}$ -Lösung. Auch das geronnene Plasma quoll zunehmend auf und erfüllte schliesslich den intraalveolaren Raum vollständig. Die vorher hier angesammelte Flüssigkeit war in das Protoplasma aufgenommen worden und hatte offenbar gewisse Substanzen desselben in Lösung übergeführt. Das Protoplasma hatte sich in einzelnen anastomosirenden Bahnen mehr oder weniger vollständig gelöst und war hier durchsichtiger geworden, in Folge einer Ausbreitung der dicht eingelagerten Granula. Zwischen diesen flüssigern Partien lagen andere schollenartig abgesprengt, durch und durch geronnen. Schliesslich riss die allmählich in Folge der Tropfenbildung ihrer Pellicula verlustig gegangene innere Alveolar-membran durch, und das Protoplasma breitete sich mehr und mehr horizontal aus. Als nunmehr an zwei gegenüber liegenden Stellen der Paraffinrand entfernt und Hämatoxylin zur Färbung durchgesaugt wurde, wurde das Plasma den verflüssigten Bahnen entlang in einer Menge geronnener Schollen zerklüftet, die jedoch wegen der intensiven Färbung und der zahlreich dem Gerüstwerk eingelagerten Granula nur an besonders günstigen, dünnen Randpartien die Wabenstructur erkennen liessen. Allenthalben fand man am Rande der geronnenen Plasmapartien vereinzelt oder auch dicht an einander gelagert grössere homogene, tropfenartige Bildungen, die nur einen schwach hellblauen Ton angenommen hatten. Ueber ihre Entstehung vermag ich nichts anzugeben. Dazwischen lagen isolirte Fetzen des Alveolarsaums, die sich sehr schön färbten, so dass die Oberflächenstructur der Pellicula deutlich hervortrat.

Für 1proc. Kochsalzlösung habe ich dieselbe Wirkung auf das lebende *Paramaccium* gefunden. Im Augenblick des Einbringens in den Tropfen wird die Wimperbewegung sehr beschleunigt, jedoch tritt sehr bald eine Lähmung ein, und mitunter hört die Locomotion schon nach 5—10 Min. auf, obgleich die Cilien noch ungeordnet und langsam schlagen. Durchschnittlich haben sie ihre Thätigkeit nach 10—12 Min.

ganz eingestellt. Der Körper ist bedeutend geschrumpft, wie der unregelmässige Oberflächencontour zu erkennen giebt. Die Mundfurchung ist eine tiefe Rinne mit scharf vorspringenden Rändern. Die contractilen Vacuolen haben sich in den letzten 2—5 Min. nie entleert, sind jedoch da, wo sie seit der letzten Systole überhaupt wieder aufgetreten sind, meist zu grossen, unförmigen Flüssigkeitsblasen mit gelappten oder runden Contouren angeschwollen, oft auch zu kaum sichtbaren Tröpfchen geworden. Die Trichocysten sind bald alle ausgeworfen, bald nur vereinzelt oder überhaupt nicht, was jedoch nur selten beobachtet wurde. Das Protoplasma ist durch und durch geronnen, der Kern schon vor dem Tode des Thiers sehr deutlich als ein scharf umschriebener, dunkler, stark granulirter Körper. Nach dem Tode macht sich nach einiger Zeit eine Aufquellung des vorher geschrumpften Infusors geltend, die jedoch nur zu einer Wiederherstellung der normalen Gestalt führt. Inter-alveolartropfen treten postmortal vereinzelt auf und gehen durch Platzen zu Grunde. Nach ca. 15—20 Min. sind alle Thiere todt. Auffallend ist, dass das Plasma allmählich vollkommen durchscheinend und stark glänzend wird.

In 5 und 10proc. NaCl-Lösung werden die Thiere unter bedeutender Schrumpfung momentan getödtet; die Trichocysten sind zum Theil ausgeschneilt. Vereinzelt treten nach dem Tode Inter-alveolartropfen auf.

$\frac{1}{8}$ proc. Lösung des Salzes hat keinen alterirenden Einfluss mehr.

Im Princip ebenso, nur noch energischer wirkten dieselben NaCl-Lösungen auf *Stentor polymorphus* und *coeruleus*. 2—3 Min. schwammen Thiere in  $\frac{1}{2}$ proc. Kochsalzlösung vollständig unbeeinflusst umher, dann folgten plötzlich einige heftige Contractionen mit nachträglicher unvollständiger Streckung. Trotz der, allerdings unregelmässigen, Wimperthätigkeit war die Locomotion vollständig sistirt. Manche Thiere warfen den gesammten adoralen Membranellenreif total oder in einzelnen grössern Fetzen ab. Nach ca. 10—15 Min. langer Einwirkung schlug auch keine Cilie mehr. Der Körper war unter weitgehender gestaltlicher Deformation abgestorben. Das Protoplasma schien geronnen, zum Theil war jedoch der alveoläre Bau geschwunden und an Stelle des structurirten Plasmas eine gallertig-breiige Masse getreten. Postmortal machte sich eine Aufquellung geltend, die sich in einer Längenzunahme von 4—11 Proc., in einer Breitenausdehnung von 2—9 Proc. aussprach. Schon bevor die Cilienbewegung vollständig zur Ruhe gekommen war, waren an verschiedenen Randstellen homogene und hyaline Inter-alveolartropfen aufgetreten, die bei *St. coeruleus* die blauen Pigmentkörner enthielten. Nach dem Tode quollen die Tropfen

überall auf der Oberfläche in Unmenge hervor, bald grösser, bald kleiner, flossen auch zusammen und lösten sich los. Damit verschwand natürlich auch der Alveolarsaum, jedoch traten weitere sichtbare Veränderungen des Protoplasmas nicht ein. Alle Tropfen gingen durch Zerplatzen zu Grunde. Der Durchmesser eines dieser isolirten Tropfen hatte innerhalb 16 Min. um 38 Proc. zugenommen, worauf er ebenfalls platzte unter Zurücklassung eines feinen Gerinnsels, dem Reste der verflüssigten Pellicula. Das Verhalten der contractilen Vacuole konnte leider wegen der Contraction nicht beobachtet werden.

In jeder Hinsicht ganz die gleichen Wirkungen haben dieselben Concentrationen von  $\text{CaCl}_2$ . In  $\frac{1}{4}$ proc. Lösung ergab die Frequenz der contractilen Vacuolen von *Paramecium aurelia* nach 1stündiger Einwirkung:

vordere Vacuole: 130, 121, 124, 123, 127, 131, 127 Sec.

hintere Vacuole: 120, 118, 126, 123, 127, 126, 126 Sec.

Nach 2 Stunden war ein Theil der Thiere unter Schrumpfung ohne auffallende Deformation der Gestalt zu Grunde gegangen, andere schwammen munter umher. Was bei  $\text{NaCl}$ -Wirkung über Form der contractilen Vacuole, Kern und Trichocysten gesagt wurde, gilt auch hier. Postmortal entwickeln sich Inter-alveolartropfen, die zerplatzen. Eine nachträgliche Quellung des Protoplasmas wurde nicht beobachtet.

In  $\frac{1}{2}$ proc.  $\text{CaCl}_2$ -Lösung gingen sämtliche Paramäcien nach 12 bis 15 Min. langer Einwirkung unter Schrumpfung zu Grunde. Die Trichocysten waren meist vollständig ausgeschneilt, doch fand man immer noch vereinzelte im Protoplasma. Die contractilen Vacuolen waren in allen Stadien von kleinen Tröpfchen bis zu grossen unförmigen Blasen in dem geronnenen Plasma zu finden, die zuführenden Canäle oft zerfallen in eine Reihe hinter einander liegender Vacuolen. 5proc.  $\text{CaCl}_2$ -Lösung wirkte unter Schrumpfung und Auswerfen der Trichocysten momentan tödtlich. Bei einem Exemplar waren zwei der postmortal aufgetretenen, isolirten Inter-alveolartropfen nicht zerplatzt, sondern hatten unter faltiger Schrumpfung der Pellicula einen grünlich opalescirenden Glanz angenommen und liessen in ihrem Innern eine feine Structur erkennen. Sie waren durch und durch gleichmässig geronnen. Ob eine dichte Granulirung vorlag oder es sich, was mir wahrscheinlicher ist, um eine sehr feine Wabenstructur handelte, konnte ich selbst mit den stärksten Vergrösserungen nicht mit Sicherheit entscheiden.

Die wenigen, zunächst für unser Thema in Betracht kommenden Ergebnisse sind einmal, dass schwache Lösungen ( $\frac{1}{2}$ proc.) von  $\text{NaCl}$  und  $\text{CaCl}_2$  ein Zerfliessen der Infusorien in dem Sinn, wie wir es bei Druckwirkung kennen gelernt haben, nicht bewirken, indem sie keine

Auflösung des lebenden Protoplasmas, sondern eine Gerinnung desselben zur Folge haben. Wenn bei Anwendung genügend schwacher Lösungen, welche erst nach einiger Zeit und vorhergegangener Schrumpfung den Tod des Infusors herbeiführen, kurz vor oder nach dem Stillstand der Cilien und der Sistirung der Vacuolenthätigkeit Erscheinungen auftreten, welche als Quellung und theilweise Lösung des Protoplasmas aufzufassen sind, so dürfen sie trotzdem nicht als Zerfliessungserscheinungen in dem frühern Sinn betrachtet werden, weil das Protoplasma durch die Wirkung der Salzlösungen so alterirt ist, dass es sich von einem bestimmten Augenblick ab wie jeder andere nicht organisirte, quellbare Körper verhält. Die nachträglich sich einstellende Quellung ist eine ebenso pathologische Erscheinung wie die vorher aufgetretene Schrumpfung; sie vermag zwar die durch letztere hervorgebrachten gestaltlichen und structurellen Deformationen bis zu einem gewissen Grade herzustellen, sie geht sogar noch darüber hinaus, aber sie giebt dem Thier dadurch nicht seine Lebensfähigkeit wieder. Die durch Schrumpfung erzeugten functionellen Störungen der Lebensvorgänge liefern die Basis, auf Grund welcher eine vorwiegend postmortale Quellung erst möglich wird. Die Schrumpfung, vor allem die damit verbundenen gestaltlichen Deformationen, das compacte Aussehen und der namentlich bei Behandlung mit starken Lösungen auffallende Glanz und die Unmöglichkeit, im letztern Fall irgend welche Structur nachzuweisen, deuten darauf hin, dass sich die wasserentziehende Wirkung der Salze zunächst bemerkbar macht in einer Verkleinerung der Enchylemabläschen, welche wahrscheinlich Wasser direct nach aussen abgeben und dafür eine Concentration der in ihnen vorhandenen Lösung erfahren. Es ist nun wahrscheinlich, dass von einem gewissen Concentrationsgrad ab die in den Enchylemabläschen entstandenen Salzlösungen auf das plasmatische Gerüstwerk wie lösende Stoffe wirken, indem sie gewisse Eiweisskörper des Plasmas (Globuline) in Lösung überführen. Dadurch würde eine Anschwellung und ein Flüssigerwerden des Protoplasmas erreicht, wie sie S. 361 beschrieben wurden. Wenn dagegen das Protoplasma, wie bei Einwirkung starker Salzlösungen (5proc.), sofort gerinnt unter bedeutender Schrumpfung, so wird man wohl auch einen direct schädigenden Einfluss des Salzes auf die plasmatische Gerüstsubstanz annehmen müssen. Dass schwache Lösungen nicht direct auf das Plasma selbst wirken, scheint mir schon aus den grossen individuellen Verschiedenheiten hervorzugehen. Wir brauchen nur anzunehmen, dass in diesen Fällen das Enchylema eine Salzlösung ist, die äquimolecular mit der Lösung des Mediums über-

einstimmt, und es wird jede Volumveränderung unterbleiben, da der sie bedingende Mangel eines osmotischen Gleichgewichts zwischen beiden Lösungen fehlt.

Wenn Interalveolartropfen entstehen, so deutet das jeden Falls auf eine Lösung des Plasmas des Alveolarsaums hin.

Im Allgemeinen müssen alle diese Erklärungsversuche mehr oder minder hypothetisch sein, da uns heute noch jeder Einblick in den Chemismus des Protoplasmas fehlt.

## VI. Säurewirkung.

Ich lasse die hierüber gemachten Versuche direct im Anschluss an die vorhergehenden folgen, weil nicht specifisch giftig wirkende wässrige Lösungen verschiedener Säuren ganz ähnliche Resultate lieferten wie die indifferenten Salze.

Schon DU PLESSIS (50), welcher keine Angaben über die versuchten Lösungen macht, fand eine recht verschiedene Wirkung der Säuren, je nachdem die betreffenden Infusorien von einer resistenten Pellicula umgeben sind (*Paramaecium* und einige *Heterotricha*) oder nicht (*Euplotes*, *Kerona*, *Oxytricha*). Concentrationen, welche die erstern sofort einfach tödteten ohne nennenswerthe gestaltliche Deformationen, lösten letztere sofort auf. Nach KÜHNE (35, 37) und BINZ (4) bewirkt CO<sub>2</sub> als Gas, durch eine Gaskammer geleitet, Coagulation des Protoplasmas, SCHWALBE (62) fand die Veränderung der contractilen Vacuole von *Paramaecium* und *Chilodon* bei CO<sub>2</sub>-Einwirkung ähnlich wie bei Wasserverdunstung und führte sie daher auf O-Mangel zurück. ROSSBACH'S (58) Angaben über das Verhalten von *Stylonychia* und *Euplotes* einerseits, *Chilodon* andererseits stimmen gut mit den Erfahrungen DU PLESSIS' überein, und die Untersuchungen LOEB'S und HARDESTY'S (41) zeigten, dass *Paramaecium aurelia* in CO<sub>2</sub>-Strom nach einiger Zeit unter Coagulation des Protoplasmas und Kerns zu Grunde geht in Folge Erstickung bei eintretendem O-Mangel, wie sie annehmen; die neuesten Versuche von KÜHNE (36, 37) haben die auch von anderer Seite (ROSSBACH, BÜTSCHLI, 10, p. 1816) schon ausgesprochene Vermuthung, dass die Wirkung des CO<sub>2</sub> eine doppelte ist, sowohl auf O-Entziehung wie auf einer den Säuren gleichenden beruhend, zur Thatsache erhoben.

Die zu unsern Untersuchungen über die Einwirkung von Gasen auf Infusorien construirte Gaskammer bestand aus einem ca. 12 cm langen und 3,5 cm breiten Objectträger aus 5—6 mm dickem Spiegelglas, in dessen Centrum eine kreisrunde, flache Vertiefung von 16 mm Durchmesser 3—4 mm tief eingeschliffen war. In diese Aushöhlung führten von den Schmalseiten des Objectträgers Bohrungen mit eingeschliffenen Glasröhren. Die ausgezogenen und gut eingekitteten Zuleitungsröhren waren am Rande des Objectträgers senkrecht aufgebogen, ca. 2 cm hoch

und mit je einem eingeschliffenen Glashahn versehen, der etwas unterhalb des kurzen, horizontal nach aussen gerichteten Arms, an welchem die zuleitenden Kautschukschläuche angebracht werden konnten, eingelassen war. Um einen absolut luftdichten Verschluss nach Auflegen des Deckglases zu erhalten, war auf den Objectträger eine mattgeschliffene Glasplatte mit centraler, ebenfalls 16 mm weiter Oeffnung, die genau auf die Aushöhlung des Objectträgers passte, aufge kittet. Auf diese Platte wurde das Deckglas aufgelegt. Weiterhin gehörten zu dem Apparat einige cylindrische, dem Boden der Objectträgerhöh lung angeschliffene Glassockel mit gut polirten Endflächen und 8 mm Durchmesser, gerade so hoch, dass sie, mit einer Spur Wasser benetzt und in die mittlere Vertiefung des Objectträgers eingesetzt, zwischen ihrer Endfläche, auf welche der Wassertropfen mit dem zu untersuchenden Object geträufelt wurde, und dem aufgelegten Deckglas so viel Abstand liessen, dass Infusorien ohne Gefahr einer Pressung sich frei darin bewegen konnten. Der zwischen Sockel und Objectträger dadurch gebildete Hohlraum war die Gaskammer, und das zugeleitete Gas konnte an den Rändern des Tropfens mit dem Object direct in Berührung treten. Das Deckglas wurde stets vermittels eines von Herrn Prof. KRAFFT hergestellten Fettes, aus Hammeltalg und Colophonium, wie es mit Vortheil zum luftdichten Verschluss von Luftpumpenhähnen verwendet wird, auf dem Objectträger festgelegt. Dieser sehr handliche und leicht transportable Apparat bot gegenüber den früher verwendeten Gaskammern den Vortheil, dass die Thiere auch mit den stärksten Vergrösserungen untersucht werden konnten, da die Wasserschicht zwischen Objectträger und Deckglas durch Verwendung höherer oder niederer Sockel, der Grösse der Infusorien entsprechend, verkleinert oder vergrössert werden konnte. Dieser Apparat bot einen vollkommen luft- und gasdichten Verschluss. Der ganze mit dem Gase bis zu den Hähnen zu erfüllende Raum beträgt kaum 1 cbcm. Auch ersparte diese Gaskammer die Aufstellung des mitunter complicirten Gasentwicklungsapparats auf dem Mikroskopirtisch. Die Füllung konnte an einem beliebigen Orte geschehen und nach Schluss der Hähne und Ausschaltung aus der Leitung zur Untersuchung unter das Mikroskop gebracht werden.

*Paramecium aurclia* wurde in die Gaskammer gebracht, der gut getrocknete und gereinigte CO<sub>2</sub>-Strom 2 Min. lang, nachdem der Gasentwicklungsapparat 1/2 Std. lang vorher in Gang gesetzt worden war, durchgeleitet, die Hähne dann geschlossen und zur Untersuchung unter das Mikroskop gebracht. Die am Rande des Tropfens liegenden Thiere sind todt. Weder Schrumpfung noch Quellung. Trichocysten ausgeworfen. Contractile Vacuolen zum Theil nicht zu sehen, zum Theil in mächtiger Dilatation. Protoplasma dunkel, geronnen, Kern sehr deutlich, stets kugelrund, was schon LOEB (41) hervorhebt, noch dunkler als das Protoplasma, ebenfalls geronnen. Die übrigen Thiere sind in der Mitte des Tropfens versammelt, was JENNINGS (32) und

LOEB als negativen Chemotropismus bezeichnen. Sie zeigen keine Veränderungen. Bei jedem Versuch, gegen den Rand vorzuschwimmen, prallen sie sofort zurück. Plötzlich beginnen sie sehr unruhig zu werden, verlassen die Mitte und schiessen rasend durch das Wasser. Nach 1—2 Min. werden die Bewegungen allmählich langsam, „sie überschlagen sich häufig und machen nur kurze Progressivbewegungen“, wie LOEB richtig bemerkt. Es stellen sich vorübergehend Drehbewegungen ein, jedoch nicht so charakteristisch wie bei Alkalienwirkung. Einzelne haben die Locomotion schon aufgegeben, die übrigen schieben sich nur langsam vorwärts. An den still liegenden kann man ein schwaches und unregelmässiges Schlagen der Cilien constatiren. Viele stehen intermittirend still, machen dann wieder einige directionslose Zuckungen. Die Trichocysten werden fast vollständig ausgeworfen. Die Frequenz der contractilen Vacuolen ist bedeutend verlangsamt:

vordere Vacuole: 58, 52, 61, 59, 67 Sec.

hintere Vacuole: 53, 54, 58, 58, 57 Sec.

Schliesslich findet keine Neubildung oder Entleerung mehr statt. Im letztern Fall schwellten die Vacuolen zu unförmigen Blasen an und blieben in Dilatation stehen. Der Kern tritt immer deutlicher hervor. Nach 15—18 Min. hat jede Bewegung aufgehört. Das Plasma ist geronnen. Zugleich treten bei einigen Thieren an verschiedenen Randstellen Inter-alveolartropfen auf, die entweder von Anfang an mit einem feinen Gerinnsel erfüllt sind oder auch Anfangs homogen erscheinen und erst später durch Ausfällung einer feinkörnigen Masse sich verändern und schliesslich platzen. Das Gerinnsel ist kein ausgetretenes Plasma, die innere Alveolarmembran ist vollkommen erhalten; es ist offenbar das Anfangs gelöste, später ausgefällte Plasma des Alveolarsaums, resp. ein aus diesem ausgeschiedener Körper.

Wenn LOEB als Lebensdauer von *Paramecium aurelia* im CO<sub>2</sub>-Strom 2<sup>1</sup>/<sub>2</sub>—3 Std. bei Zimmertemperatur fand, so beruht das wahrscheinlich auf dem Gebrauch von grössern Gaskammern und Wassermengen. Alle meine Versuche lieferten stets ein nur in geringen Grenzen schwankendes Resultat über die Lebensdauer.

*Didinium nasutum* O. F. M., welches sich einmal neben den Paramecien vorfand, war schon nach 8—10 Min. zu Grunde gegangen. Das Protoplasma war in einzelnen runden Tropfen an der Spitze des Mundkegels verquollen und geronnen. Bezüglich *Stylonychia pustulata* — (CO<sub>2</sub> 5 Min. durchgeleitet) — kann ich die Angaben ROSSBACH's bestätigen, soweit sie sich auf die Bewegungen (langsam wälzende Drehbewegung nach vorheriger Beschleunigung), Flimmerung

(haken- oder peitschenartige Krümmung der kraftlos schlagenden Cilien und Zerfaserung der Cirren) und die contractilen Vacuolen (Herabsetzung der Frequenz und Dilatation in überschrittener Diastole) beziehen. Dagegen habe ich nie beobachtet, „dass schon in der ersten Minute der Körper angeschwollen, schnell grosse Blasen aus ihm ausgetreten und zerplatzt“ wären, wie ROSSBACH schreibt. Stets stellte sich der Vorgang so dar, dass nach Einstellung der Locomotion, wenn nur noch vereinzelte Cirren und Cilien sich bewegten, und nach sichtbarer, wenn auch nur schwacher Quellung, die Pellicula ohne vorherige Verflüssigung des Protoplasmas gestört wurde, meist plötzlich auf der gesamten Körperoberfläche, und nun das sehr durchsichtig gewordene Protoplasma wie eine breiige Masse aus einander lief, während die geronnenen Kerne sehr deutlich hervortraten. Die randlichen Partien wurden vollständig aufgelöst, wie die Molecularbewegung der Körnchen zeigte, während die centralen Theile unter gleichzeitigem Undurchsichtigwerden durch Gerinnung abstarben. Kleine Exemplare von *St. pustulata* konnten vollständig aufgelöst werden. *St. mytilus* war fast durch und durch geronnen, nur die äussern Plasmalagen und die Pellicula wurden aufgelöst. Auch hier wurden Myelinfiguren beobachtet.

Salzsäure. Obgleich ich längere Zeit diesen Versuchen gewidmet habe, will ich doch nur kurz berichten, weil sie keine besonders interessanten Resultate lieferten.

In  $\frac{1}{4}$ proc. HCl-Lösung waren die Paramäcien momentan geronnen. Die Cilien zerfallen in ein feinkörniges Gerinnsel. Der Kern tritt deutlich hervor. Wie bei  $\frac{1}{2}$ proc. NaCl-Wirkung, hebt sich sogleich am ganzen Körper bei einzelnen Exemplaren der Alveolarsaum ab, und zwischen ihm und dem geronnenen Plasma entsteht ein Flüssigkeitsraum. Ueberall am abgehobenen Alveolarsaum treten Inter-alveolartropfen auf, homogen und hyalin, und gehen durch Platzen zu Grunde. Schliesslich ist auch die innere Alveolarmembran nicht mehr zu unterscheiden; mit ihr schwindet auch der interalveolare Raum in Folge von Entleerung nach aussen. Die Trichocysten sind nie vollständig ausgeworfen. Vereinzelt sitzen welche im abgehobenen Alveolarsaum fest.

Lösungen von  $\frac{1}{100}$ — $\frac{1}{200}$  Proc. haben genau dieselbe Wirkung wie CO<sub>2</sub>. Die Thiere starben allmählich ohne jede Deformation der Gestalt ab unter Gerinnung des Plasmas und Kerns. Sie sehen gut conservirt aus und werden nach einiger Zeit auffallend durchsichtig. *Stylonychia pustulata* verhielt sich in  $\frac{1}{100}$ — $\frac{1}{200}$ proc. Lösungen wie in CO<sub>2</sub>. *Spirostomum ambiguum* erwies sich resistenter als *Stylonychia*, erfuhr jedoch, wie letzteres, in starker Contraction eine Auflösung des

Plasmas, wenigstens in den peripheren Lagen. Der Alveolarsaum war vollständig zerstört.

Schwefelsäure. Zunächst muss ich bemerken, dass ROSSBACH's Angaben über die Wirkung der von ihm untersuchten Concentrationsgrade der Lösungen dieser Säure mit meinen Erfahrungen nicht übereinstimmen. Wenn er angiebt, dass Verdünnungen von 1:1000 auf die so empfindlichen Stylonychien keinen schädigenden Einfluss mehr gehabt hätten, so kann ich das nur durch ungenügende Feststellung des Procentgehalts der Schwefelsäure, von welcher er ausging, herbeigeführt denken.

In allen Concentrationen von 1 bis  $\frac{1}{300}$  Proc. reiner  $H_2SO_4$  starben die Paramäcien ab unter Gerinnung des Protoplasmas und Kerns ohne jede Veränderung, je nach dem Säuregehalt der Lösung sofort oder nach einigen Minuten. Die Trichocysten waren selten vollständig ausgeworfen. Bei weiterm Verbleiben in der Lösung hellten sich die Thiere stark auf. Erst in Lösungen von  $\frac{1}{300}$  Proc. bleiben alle Thiere am Leben unter Beibehaltung ihrer normalen Bewegungen, die nur etwas beschleunigt erscheinen. Nach 45 Min. zeigen die meisten in so fern eine Beeinflussung, als sie nur noch kurze, ruckartige Schnellbewegungen ausführen, in Folge intermittirenden Stillstandes grösserer Ciliencomplexe. Manche zeigen überhaupt keine Locomotion. Die contractilen Vacuolen haben bei normaler Grösse ihres diastolischen Volums folgende Frequenz:

vordere Vacuole: 20, 25, 19, 21, 22, 20, 22 Sec.

hintere Vacuole: 20, 20, 20, 19, 19, 21, 19 Sec.

Allmählich stellt sich wieder vollkommen normale Bewegungsfähigkeit ein unter Ausgleich der Alteration der Cilien. Nach weitem 20 Min. hat die Frequenz der contractilen Vacuolen wieder zugenommen:

vordere Vacuole: 12, 10, 12, 12, 14, 11, 11, 12 Sec.

hintere Vacuole: 11, 10, 13, 12, 11, 14, 12, 12 Sec.

Ueber Nacht wurde das Präparat in die feuchte Kammer gestellt. Am andern Morgen schwammen alle Thiere vollommen munter und normal aussehend umher. Ein am Tage vorher in Theilung begriffenes Exemplar hatte dieselbe ausgeführt. Eine Zählung des Vacuolenrhythmus ergab die durchaus normale Zahl von 10—11 Sec. ( $18^{\circ}$  R). Die Thiere hatten sich somit vollkommen von der anfänglichen ungünstigen Beeinflussung erholt.

*Stylonychia* ging in Concentration von 1 bis  $\frac{1}{150}$  Proc. unter den Erscheinungen der  $CO_2$ -Wirkung zu Grunde. In Lösungen von  $\frac{1}{200}$

bis  $\frac{1}{300}$  starben sie schliesslich unter Gerinnung ab.  $\frac{1}{350}$  Proc. schadete ihnen nicht mehr.

Wenn daher ROSSBACH den Schluss zieht, dass Säuren „in kleinsten Gaben Schrumpfung, Verkleinerung des Durchmessers des ganzen Körpers und der contractilen Vacuole“ bewirken, so kann ich ihm nicht zustimmen. Gestaltveränderungen, die auf eine primär schrumpfende Wirkung der Säuren hinweisen, habe ich ebenso wenig wie eine Verkleinerung des diastolischen Volums der contractilen Vacuole bei Herabsetzung ihrer Frequenz beobachtet.

Jeden Falls geht aus diesen Versuchen hervor, dass sich verschiedene Infusorien verschieden verhalten, indem das Paramäcienplasma ebenso wie bei Druckwirkung zur Gerinnung, das Plasma der leicht zerfliesslichen *Spirostomum* und *Stylonychia* mehr zur Auflösung hinneigt, jedoch durch Säuren ebenfalls zur Gerinnung gebracht werden kann. Das Auftreten von Inter-alveolartropfen bei *Paramaecium* ist jeden Falls eine postmortale Erscheinung und darf nicht als ein Zerfliessen betrachtet werden. Auf eine postmortale Lösung gewisser Substanzen deutet auch die bei längerem Verbleiben in den genannten Verdünnungen sich einstellende, glasig durchsichtige Beschaffenheit des Plasmas hin. Die vitale, vor dem Zerfliessen eintretende Quellung der *Stylonychia* bei  $\text{CO}_2$ -Wirkung und die hierbei bei allen Infusorien stattfindende Abrundung des Nucleolus, die auf eine Verflüssigung hinweist, halte ich für eine Wirkung der O-Entziehung, da wir Aehnliches bei andern O-Absorbenten noch kennen lernen werden.

Mit ROSSBACH anzunehmen, dass die bei *Stylonychia* und *Spirostomum* nach dem Stillstand der Wimperbewegung und der Strömungen beginnende Auflösung eine postmortale Erscheinung ist, die nach vorhergegangener Gerinnung eintreten soll, hiesse den That-sachen nicht gerecht werden, da geronnenes Plasma sich nicht nachträglich wieder auflöst und nichts darauf hindeutet, dass das in eine Art functionelle Lähmung verfallene Protoplasma überhaupt geronnen ist. Wir können nicht sagen, dass das Protoplasma auf diesem Stadium schon abgestorben ist, es passirt vielmehr jenes Stadium, welches vom Leben zum Tod durch Auflösung, resp. Gerinnung hinüberführt.

Meine Ansicht über den Einfluss der Säuren geht dahin, dass sie das Plasma direct schädigen, während die Veränderungen in indifferenten Salzlösungen, wie ich schon hervorhob, auf secundären Wirkungen in Folge primärer Veränderungen des Enchylemas beruhen.

## Alkalien.

Die quellende Wirkung der Alkalien ist seit langem bekannt. Schon DUJARDIN (22, 23) brachte seine Infusorien in wässrigem Ammoniak zum Zerfliessen. KÜHNE (34) sah Vorticellen in verdünnten Alkalien sich spurlos auflösen und beobachtete später (35) das Gleiche bei Amöben, Heliozoen und Myxomyceten. DU PLESSIS' (50) Untersuchungen, der die Wirkung von Soda-, Ammoniak-, Kalk- und Magnesialösungen untersuchte, bestätigten die Angaben der frühern Forscher. Die schwer löslichen alkalischen Erden (CaO u. MgO) bewirkten nur bei Hypotrichen vollständige Auflösung, während bei Arten mit resistenter Pellicula Interlveolartropfen, unter gleichzeitiger Quellung des Körpers, gebildet wurden. Er beobachtete zum ersten Mal bei Infusorien die immense Beschleunigung der Wimperthätigkeit im Anfang der Wirkung schwächerer Lösungen, der bald dauernder Stillstand folgte. Die beiläufigen Untersuchungen von BINZ (4) lieferten keine neuen Resultate. Erst die umfangreichen Beobachtungen von ROSSBACH (58), welcher einige Basen (KOH, NaOH, NH<sub>3</sub>) eingehender an *Stylonychia*, *Euplotes* und *Chilodon* prüfte, fügten dem Bekannten noch die zunehmende Dilatation und Herabsetzung der Contractionsfrequenz der contractilen Vacuolen hinzu. Er fasste seine Resultate folgendermaassen zusammen: „Die Alkalien bewirken in stärkster Gabe (über 1 Proc.) rasches Zerfliessen des ganzen Körpers, in mittlerer Gabe (1/2 Proc.) stärkere Verflüssigung des Protoplasmas, Aufhebung der Trennung in verschiedene Flüssigkeiten (es verschwinden Vacuolen und contractile Vacuolen) mit nachfolgender starker Aufquellung und endlicher Auflösung. Die Bewegungen und das Leben werden schon im Beginn der Einwirkung vernichtet. In kleiner Gabe (1/4 und 1/5 Proc.): Aufquellung, Dilatation und Herabsetzung der Contractionsfrequenz der contractilen Vacuole.“ BOKORNY (6, 8), welcher hauptsächlich den Einfluss basischer Stoffe auf Algen- und Pflanzenzellen prüfte und nur gelegentlich auch Infusorien herbeizog, bestätigte die Angaben der frühern Forscher an *Paramaecium aurelia* ohne Kenntniss ihrer Arbeiten.

Die genannten Untersuchungen waren von den verschiedensten Gesichtspunkten geleitet, aber keiner der Beobachter hatte sich die Aufgabe gestellt, die Zerfliessungserscheinung genauer zu studiren; abgesehen von DUJARDIN, dessen Ergebnisse schon oben S. 274 besprochen wurden. Da natürlich das Gesamtverhalten des Thiers sowie die Veränderungen einzelner Organoide berücksichtigt werden mussten, so wird sich die folgende Darstellung in einem etwas weitem Rahmen bewegen müssen, wobei allerdings manche längst bekannte Momente wieder von neuem zur Sprache gebracht werden, weil sie in einzelnen Punkten eine Erweiterung erfuhren.

Da ich meine Untersuchungen über den Einfluss der Alkalien auf das Zerfliessen der Ciliaten mit der energisch alkalisch reagirenden Soda

begann und die übrigen, erst später geprüften Alkalien dieselben Effecte hervorbrachten, so werde ich zunächst die Veränderungen in  $\frac{1}{2}$ proc.  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung besprechen.

Sofort bei Einwirkung beginnen die Paramäcien, ebenso wie wir dies noch für den galvanischen Strom kennen lernen werden, unter Verflachung und Vorwölbung des Peristoms am Vorderende colossal aufzuquellen, während der ganze hinter dem Mund gelegene Körpertheil keine Aufblähung zeigt (Fig. 39). In den nächsten Minuten wächst das Volum der beiden vordern Körperdrittel so rapid, dass das Thier, unter gleichzeitiger minimaler Verkürzung der Längsaxe in Folge der Quellung des Protoplasmas und der Auftreibung der gespannten Pellicula, eine gedrungen birn- bis keulenförmige Gestalt annimmt, deren spitz zulaufender, abgerundeter kurzer Hals in einen, im Verhältniss dazu, sehr langen und mächtigen Kopf übergeht, welcher unmittelbar hinter dem halbkuglig begrenzten Vorderende seine grösste Dicke besitzt<sup>1)</sup>. Ueberall an der Oberfläche brechen homogene und hyaline Flüssigkeitstropfen hervor, begrenzt von der cilientragenden verflüssigten Pellicula (Fig. 39), typische Inter-alveolartropfen. Schliesslich ist das Thier mit solchen Tropfen vollständig übersät. Nie wurde ihre Loslösung vom Körper beobachtet, wohl aber der Zusammenfluss einzelner zu grössern ganz in der früher bei Druckwirkung geschilderten Weise.

Sofort bei Zusatz der Lösung erhalten auch die momentan beschleunigten Bewegungen eine eigenthümliche Störung. Ich will nicht sagen, dass sie ihren frühern Charakter vollständig verlieren, wie dies ROSSEBACH für *Stylonychia*, *Euplotes* und *Chilodon* zeigte; im Gegentheil: die Bewegungsbahn von *Paramaecium*, welche charakterisirt ist als eine sehr steile, meist rechts, ab und zu auch links gewundene Schraubenlinie, deren Axe der Längsaxe des Thiers parallel liegt, bleibt im Princip dieselbe, nur wird ganz allmählich unter Abnahme der Geschwindigkeit der fortschreitenden Bewegung und Zunahme jener Rotation oder drehenden Bewegung, die Höhe der Schraubengänge immer enger, und die Drehbewegung tritt dadurch im Vergleich zur fortschreitenden immer mehr in den Vordergrund. So windet sich das aufgequollene Infusor, auf seiner Oberfläche mit hier und da platzenden Inter-alveolartropfen bedeckt, mit dem aufgeblähten Vorderende voran, bald rechts, bald links drehend, durch die Flüssigkeit immer langsamer vorwärts, bis endlich die fortschreitende Bewegung aufhört und das Thier nun wie gebannt an einer Stelle liegt. Sobald die fortschreitende

1) Diese Verkürzung ist wohl sicher eine einfache Folge starker Zunahme des Inhalts der länglich-schlauchförmigen Pellicula, die sich bei der Aufblähung nothwendig etwas verkürzen muss.

Bewegung langsamer wird oder überhaupt aufhört, kann man leicht constatiren, dass die Bewegungsbahn des Thiers keine einfache, sondern eine doppelte Schraubenlinie ist, indem Vorder- und Hinterende, jedes für sich, eine von der andern verschiedene Schraube beschreibt. Ihr Schema giebt Fig. 40. Die Längsaxe des Thiers verhält sich dabei wie ein gerader Stab, der hinter seiner Mitte, oder in einem Element der von der Mitte aus bis zur Grenze des zweiten und letzten Drittels seiner Länge reichenden Strecke, einen Drehpunkt besitzt und nun in rotirende Schwingungen versetzt wird. Das Vorderende des *Paramaecium* beschreibt daher einen Kreis mit grossem, das Hinterende einen Kreis mit kleinem Radius. Denken wir uns nun den so fixirten Drehpunkt festgehalten, lassen aber den Stab, während er schwingt, zugleich in der Richtung der durch seine Ruhelage fixirten Axe, meinethalben durch Verschiebung des Gestells, auf welchem er ruht, fortschreiten, so ist seine Bewegungsbahn eine Doppelschraube, genau wie sie unser *Paramaecium* beschreibt.

Wir müssen uns nun die Frage vorlegen: Ist es möglich eine Erklärung der Mechanik dieses Vorgangs zu finden unter Berücksichtigung der anatomischen Anordnung der Cilien am Infusorienkörper?

Die Lösung der Frage liegt nahe. Zunächst fällt es auf, dass der Drehpunkt gerade in der Gegend des Schlundes liegt, an dessen Dorsalkante eine undulirende Membran herabläuft. Betrachten wir ferner ein *Paramaecium*, welches eben in die Drehbewegung auf einer Stelle verfallen ist, also keine fortschreitende Bewegung mehr zeigt, so können wir uns leicht überzeugen, dass die Cilien des oberflächlichen Wimperkleides nur noch schwach schlagen, ein Theil derselben sogar starr und senkrecht von der Körperoberfläche absteht. Nur die undulirende Membran arbeitet noch ebenso lebhaft wie zuvor.

Aus diesen Thatsachen folgt die wahrscheinliche Lösung der aufgeworfenen Frage. Durch die Einwirkung der  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung wird die Thätigkeit der oberflächlichen, in Spirallinien angeordneten Wimperhaare, nach momentaner anfänglicher Beschleunigung, verlangsamt und schliesslich vollständig gelähmt. Die undulirende Membran bleibt unbeeinflusst, sie steht vielleicht noch unter der beschleunigenden Wirkung der Base. Während beim normalen Thier mit seinen zahlreichen Cilien die strudelnde Bewegung der undulirenden Membran mehr oder weniger verschwinden muss gegenüber dem Effect des oberflächlichen Wimperapparats, kommt ihre Wirkung mit wachsender Abnahme der Energie der Oberflächencilien mehr zur Geltung und bewirkt Abnahme der fortschreitenden und Zunahme der drehenden Bewegung.

Während die letzten Drehbewegungen sich ihrem Ende nähern, beginnt gewöhnlich an der Uebergangsstelle des Keulenhalses in den Kopf der Alveolarsaum rings um den Körper sich abzuheben. Dadurch entsteht zwischen dem centralen, in seinen Contouren zum Theil unveränderten Plasmaleib und dem Alveolarsaum ein Raum, welcher

sich ausserordentlich rasch mit der hinein diffundierten  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung prall füllt. Von hier aus schreitet die Abhebung des Saums gegen beide Körperpole rasch fort (Fig. 41). Wie energisch die Diffusion der Sodalösung in den intraalveolären Schlauch vor sich geht und wie gross der Druck dieser innern Flüssigkeit sein muss, beweist die Thatsache, dass sich der Alveolarsaum unter dem Druck der Flüssigkeit um Vorder- und Hinterende trichterartig vorwölbt, so dass die noch mit dem Alveolarsaum bekleideten beiden Körperpole wie kleine Kegel aus der Mitte einer kraterartigen Vertiefung hervorstehen (Fig. 41). An den Polen schreitet die Abhebung nämlich langsamer fort, und in den meisten der beobachteten Fälle macht sie eine kleine Strecke vor dem Vorderende Halt, obgleich es nicht ausgeschlossen ist, dass die Abhebung des Saums auch zuweilen vollständig wird. Die Widerstandsfähigkeit des hintern Körperdrittels, welches kaum etwas von Quellung erkennen lässt, ist auffallend. Meist tritt an ihm keine Abhebung des Saums auf, und wenn sie auch ganz vereinzelt einmal auf das Hinterende übergreift und der centrale Plasmaleib von einem allseitig geschlossenen Schlauch umhüllt ist, so greift doch die alsbald eintretende oder doch schon im Gange befindliche Quellung des Protoplasmas nicht auf das Hinterende über; es behält seine Gestalt bei, und man findet es noch lange als scharf umschriebenen, kegelförmigen Zipfel in dem längst zu einem formlosen Brei zerflossenen Plasma; namentlich in schwächern Lösungen wird dies besonders bemerkbar.

Sofort beginnt eine sehr energische Einwirkung der intraalveolären Flüssigkeit auf das centrale, stark gequollene Protoplasma. Es breitet sich nach allen Seiten hin aus und erfüllt alsbald den gesamten Alveolarschlauch, eine in heftig strömenden Bewegungen hin und her wogende, dünnflüssige Masse darstellend, in welcher von dem Kern oder geformten Nahrungsresten nichts mehr zu finden ist. Alles, was plasmatischer Natur war, ist aufgelöst, nur die Granula und Excretkörner sind unverändert erhalten und wimmeln in BROWN'scher Bewegung in der Lösung umher. Die Inter-alveolartropfen sind inzwischen alle geplatzt und haben sich spurlos mit dem umgebenden Medium gemischt. In Folge dessen ist der Alveolarsaum an verschiedenen Stellen zerstört und die Wand des Schlauches nur noch von der dünnen innern Alveolarlamelle gebildet. Diese löst sich ebenfalls auf oder reisst auch unter dem Druck des sich ausbreitenden und durch fortgesetzte Flüssigkeitsaufnahme immer voluminöser und dünnflüssiger werdenden Plasmas durch und vermischt sich spurlos mit dem umgebenden Medium. Nichts bleibt von dem Infusor mehr übrig

als einige Fetzen des Alveolarsaums, die ebenfalls alsbald verquellen und sich lösen, sowie in den meisten Fällen noch das unverflüssigte hintere Körperende und die in Molecularbewegung umher tanzenden körnigen Einschlüsse. Die Cilien sind längst abgeworfen und verquollen. Dieser Vorgang spielt sich innerhalb 5—7 Min. ab.

Genau dieselben Wirkungen haben Sodalösungen von  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{8}$  Proc., nur nimmt mit der Abnahme der Concentration die Zeit, innerhalb welcher sie zu wirken beginnen, zu, und die einzelnen Phasen des Verflüssigungsprocesses spielen sich langsamer ab. Der Flüssigkeitsgrad des in Lösung gehenden Protoplasmas ist um so geringer, je schwächer die Sodalösung, und nähert sich schliesslich bei noch weiterer Erniedrigung der Concentration dem eines dickflüssigen Schleims ohne sichtbare Structur.

Wie es schon in den Bedingungen gegeben ist, kann bei Concentrationen unter  $\frac{1}{2}$  Proc., wo in Folge geringern Salzgehaltes die Aufquellung und lösende Wirkung nicht so energisch einsetzen, die Abhebung des Alveolarsaums unterbleiben, jedoch ist der Endeffect genau derselbe. Es kann in Folge partieller Auflösung in der Pellicula ein Riss entstehen, durch welchen das leichtflüssiger gewordene Protoplasma bis auf den letzten Rest ausströmt, und sich, ähnlich wie bei *Bursaria* unter Druckwirkung, zu grossen, runden Tropfen abkugeln. Diese umgeben sich mit einer Gerinnungsmembran, welche bei weiter gehender Verflüssigung gesprengt wird oder auch durch Auflösung schwindet. Der Inhalt dieser Tropfen fliesst aus und löst sich im umgebenden Medium. Der Alveolarsaum verhält sich dabei wie die Membran einer angestochenen und ausgelaufenen Flüssigkeitsblase: sich faltend sinkt er zusammen und wird unter Tropfenbildung vollständig aufgelöst.

Ein Beweis dafür, dass das ausgeflossene, in Tropfen geballte Protoplasma Anfangs relativ zähflüssig und lebend ist und sich mit dem umgebenden Medium noch nicht mischt, wie dies in spätern Stadien geschieht, ist die Thatsache, dass sich in ihm oft recht ansehnliche, kuglige Vacuolen finden, um welche sich das Plasma zu einer deutlich contourirten Lamelle verdichtet hat. Langsam beginnt der Contour zu verblassen, und die Vacuole schwindet; sie wird einfach von dem Protoplasma absorbirt. Die contractilen Vacuolen erscheinen als grosse Flüssigkeitsblasen, jedoch konnte ihre Frequenz wegen der fortwährenden Drehbewegungen nicht festgestellt werden. Die Trichocysten werden meist sofort ausgeworfen, jedoch findet man stets noch welche im Protoplasma.

In jeder Beziehung dieselbe Wirkung auf Paramäcien habe ich bei  $1/10$ — $1/20$ proc. Lösungen von KOH erhalten. Die Drehbewegungen treten in typischer Weise hervor. Auffallend war auch hier die grosse Resistenz des hintern, nicht gequollenen Körperdrittels.  $1/10$ proc. Lösung von KOH entspricht in ihrer Wirkung  $1/2$ — $1$ proc.  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ ,  $1/20$ proc. KOH-Lösung schliesst sich  $1/8$ proc.  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung an.  $1$ proc. KOH löst das ganze Thier sofort auf. Sobald die Drehbewegungen zur Ruhe kamen, wurden die contractilen Vacuolen, wenn sie sich gerade entleert hatten, nicht mehr neu gebildet; waren sie dagegen gerade im Wachsen begriffen, so schollen sie weit über das normale diastolische Volumen hinaus an, ihre Umrisse wurden immer verschwommener und schwanden endlich unter Absorption ihres Inhaltes durch das in Auflösung begriffene Protoplasma.

BOKORNY'S (6) Angaben über die bezüglichen Concentrationsgrade von KOH stimmen gut mit meinen Erfahrungen überein. Nach seinen Erfahrungen haben fernerhin  $1/30$ — $1/50$ proc.  $\text{NH}_3$  auf *Paramaecium* dieselbe Wirkung, wie wir sie für  $1/2$ proc.  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung fanden, während  $1/5$ proc.  $\text{NH}_3$ -Lösung sofortige Auflösung zur Folge hat. Aus seiner Schilderung der Zerfliessungserscheinungen bei Einwirkung genannten Agentien folgt, dass er zwar richtig gesehen, jedoch nicht verstanden hat, in Folge mangelhafter Kenntniss der Morphologie dieses Infusors.

Weitaus das günstigste Object, um Details im Verhalten des Protoplasmas gegen Alkalien zu studiren, ist die durch ihre sehr deutlichen Structuren ausgezeichnete *Bursaria truncatella*, namentlich, wenn man die Thiere mit  $1/100000$  Proc. Neutralroth vital so stark gefärbt hat, dass sie unter der Präparirlupe hell weinroth erscheinen. Da nämlich alle Alkalien und energisch alkalisch reagirenden Salze mit Neutralroth einen schmutzig gelben bis hell rostbraunen Niederschlag bilden, tritt überall, wo eine Diffusion der alkalischen Lösung stattfindet, die angegebene Verfärbung des Protoplasmas ein. Bei Einwirkung  $1/2$ proc.  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung stellen sich auch hier Drehbewegungen ein, jedoch sind sie nicht so ausgesprochen wie bei *Paramaecium*; die Richtung der fortschreitenden Bewegung liegt bei *Bursaria* nicht in der Längsaxe des Thieres, ist überhaupt keine gerade Bahn, sondern eine mit abnehmender Geschwindigkeit enger werdende, rechts gewundene Spirale, deren Entstehung ich mit dem von links vorn in stark rechts gekrümmtem Bogen nach links hinten umbiegenden Verlauf der von breiten Membranellen gebildeten adoralen Zone in Zusammenhang bringen möchte. Auffallender Weise findet nun die

Diffusion nicht zu gleicher Zeit an der ganzen Oberfläche statt, sondern beginnt, nach dem Aufhören der Locomotion oder auch schon kurz vorher, stets am abgeflachten Vorderende und dringt von hier aus, längs der Oberfläche fortschreitend, unter Zerstörung des Alveolar- saums nach hinten vor. Erst wenn schon die ganze vordere Hälfte des besonders empfindlichen Peristomfeldes zerstört ist, tritt auch an verschiedenen andern Stellen der Oberfläche die Lösung auf. Ueberall löst sich zunächst der Alveolarraum auf, und dann dringt allmählich die Lösung in die centralen Partien vor. Im Princip ist der zur schliesslichen Auflösung des Protoplasmas führende Quellungsprocess genau derselbe wie bei Druck, nur geht hier die Quellung und Lösung viel rascher vor sich und ist, im Anfang wenigstens, entschieden vollständiger. Denn alsbald macht sich, nachdem ein Theil des Protoplasmas aufgelöst ist und seine Inhaltskörnchen in Molecularbewegung umher wimmeln, eine Verlangsamung der Lösung des noch vorhandenen Plasmas geltend, welche zum Theil wohl auf Rechnung einer Mengenabnahme der auflösenden Substanz zu setzen ist. Dies geht einmal daraus hervor, dass allmählich keine Verfärbung des Neutralrothes in dem Protoplasma mehr eintritt und zweitens bei Zusatz eines Tropfens einer  $1/2$ -proc. Lösung von  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  der Quellungs- und Lösungsvorgang wieder mit erneuter Heftigkeit einsetzt und überall wieder der gelbbraune Niederschlag von alkalischem Neutralroth zum Vorschein kommt. Wir müssen also annehmen, dass das Protoplasma aus der zugesetzten Lösung das  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  mit grosser Gier anzieht, dieselbe gewissermaassen auslaugt, dabei aber selbst in Lösung übergeführt wird. Bei andern Infusorien, deren Protoplasma durch abweichendes Verhalten auf eine andere chemische Constitution hinweist, wirkt vielleicht nur eine bestimmte, im Plasma vertheilte oder an dieses chemisch gebundene, uns unbekannt Substanz in dieser Weise. Wir sind zu dieser Annahme gezwungen durch die ungemein grosse Widerstandsfähigkeit des Hinterendes von *Paramaecium* gegen niederprocentige Alkalilösungen. Die Verlangsamung der Lösung des Protoplasmas mit einer Abnahme der auflösenden Substanz spielt sicher eine nicht untergeordnete Rolle. Denn mit der Zunahme der Concentration lässt sich von einer Abnahme der Wirksamkeit der Salzlösung nichts bemerken.

Andrerseits kommt jeden Falls bei der Frage nach den Bedingungen der Abnahme der Wirksamkeit einer Sodalösung auch die erwähnte Thatsache in Betracht, dass die veränderte Hülle des in Auflösung begriffenen randlichen Plasmalagen mit zunehmender Dicke eine weitere

Diffusion der Salzlösung in centrale Theile des Körpers verhindert, indem sie selbst alle auf diffusionellem Wege aufgenommene Flüssigkeit zu ihrer eigenen weitem Veränderung benutzt. Weiterhin ist zu berücksichtigen, dass, abgesehen von einer Binnendruckerhöhung des Protoplasmas und einer Dehnung der Pellicula in Folge von Flüssigkeitsaufnahme, wie bei Druckwirkung, auch bei Einwirkung schwacher  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösungen die Athmung, d. h. bei O-Zufuhr und  $\text{CO}_2$ -Abgabe, tiefgreifende Störungen erleidet. Diese Factoren werden sowohl jeder für sich als zusammen eine Gerinnung der centralen Protoplasmapartien erlauben, falls man nicht höhere als ein  $\frac{1}{2}$ proc. concentrirte Lösungen verwendet.

Die Gerinnung tritt denn auch thatsächlich ein, und zwar sind die geronnenen Partien um so grösser, je schwächer die Lösung war. Jedoch dürfen wir uns nicht etwa vorstellen, dass hierbei ganz schroffe Uebergänge vorkommen; im Gegentheil: während zu Beginn der Einwirkung alles Protoplasma einfach aufgelöst und jede Structur vernichtet wurde, beginnt allmählich die Auflösung nur noch in beschränkten Bahnen weiter zu schreiten. Dazwischen liegen überall Inseln nicht angegriffenen, noch lebenden Protoplasmas, welche sich abrunden und gegen die aufgelöste Masse mit einem eigenen Oberflächenhäutchen scharf abgrenzen. Dass sie noch lebendes Protoplasma enthalten, zeigen erstens ihre netzig-wabige Structur (Fig. 42) und zweitens ihre Strömungserscheinungen.

Ich habe einen Tropfen, der letztere besonders deutlich zeigte, als Beispiel gewählt. Wie Fig. 42 zeigt, ist er durch und durch schön wabig. Die dem Gerüstwerk eingelagerten Granula wandern langsam längs desselben hin und her, wie die kleinen, mit Neutralrot roth tingirten Körnchen im Protoplasma von *Paramecium*. Es ist keine passive Molecularbewegung, sondern ein actives Hin und Herlaufen, oft gegen die Strömungsrichtung des Protoplasmas. Plötzlich entstand an dem einen Ende des Tropfens ein Ausbreitungscentrum, und alsbald floss das Protoplasma in axialem Vorstrom zur Bildung eines pseudopodienartigen Fortsatzes aus. Der ganze Tropfen bewegte sich dabei deutlich in dieser Richtung. Der Anfangs kurz cylindrische und merkwürdiger Weise ganz hyaline Fortsatz floss immer weiter vor, nahm jetzt auch structurirtes Protoplasma mit Körnchen in sich auf, schwoll an seinem distalen Ende kugelförmig an; dabei wurde der Verbindungsstrang zwischen Mutter- und Tochtertropfen immer dünner, zog sich fadenförmig aus, und einige Granula, welche eben noch in centrifugaler Richtung an ihm entlang wanderten, standen plötzlich still. Er war geronnen. In seiner Farbe und seinem Glanz glich er durch-

aus der Hülle der Myelinfiguren, zeigte jedoch nichts von dem dort geschilderten Bau und den Bewegungen. Die Endanschwellung nahm etwa eiförmige Gestalt an und löste sich los. Alsbald kam in beiden Tropfen, ohne dass eine sichtbare Verflüssigung eingetreten wäre, die Körnchenbewegung zum Stillstand, in dem kleinern früher als in dem grössern. Die Tropfen sind unter Beibehaltung ihrer Structur geronnen. Der Plasmastrang blieb in seiner Gestalt unverändert erhalten. Später hatte der kleinere Tropfen seinen Contour verloren. Strömungserscheinungen ohne und mit Entwicklung pseudopodienartiger Fortsätze und deutlicher Locomotion habe ich noch öfters beobachtet<sup>1)</sup>.

Untersucht man jetzt das gesammte übrige centrale Plasma, so findet man nichts mehr von Bewegung. Es stellt eine durch und durch geronnene Masse dar (Fig. 48). Die Wabenstructur ist überall sehr deutlich. Bald sind es runde, auf die eben geschilderte Weise entstandene Tropfen, geronnen oder auch gallertig verquollen und dann ohne Structur, eingebettet in eine dünnflüssigere Masse zerflossenen Plasmas; oft sind es plasmodienartig netzig verzweigte Partien (Fig. 48), mit sehr schöner Wabenstructur, wie sie entstehen, wenn das aus einander gelaufene, netzig alveoläre Protoplasma ohne vorhergehende Veränderung gerinnt; dazwischen liegen wieder Protoplasmaschollen, mit zahlreich eingelagerten, homogenen und hyalinen Flüssigkeitstropfen, allseitig umgeben von geronnenem Plasma, wie man sich durch Einstellung auf ihre obere und untere Wand überzeugen kann. Kurz, alle nur denkbaren Uebergänge von wabig geronnenem Plasma zu wässrig flüssigen Lösungen desselben sind vorhanden.

Am schönsten kann man die mit Zunahme der Concentration successive sich steigernde Quellungs- und Lösungswirkung der Alkalien verfolgen, wenn man in die ringförmige, der Mitte eines Objectträgers eingeschlifene Vertiefung einige Tropfen einer 1proc.  $\text{NH}_3$ -Lösung oder auch eine kleine Messerspitze von sog. anderthalbfach kohlen-saurem Ammoniak,  $\text{CO}_3(\text{NH}_4)\text{H} + \text{NH}_2 \cdot \text{CO} \cdot \text{ONH}_4$  (primäres Ammoniumcarbonat + carbaminsaures Ammonium), ausbreitet, ein mit grossen Wachsfüsschen gestütztes Deckglas darüber legt und dasselbe mit einem gut angeschmolzenen Paraffinrand umgiebt, um ein Austreten der Ammoniakdämpfe zu verhindern. Das  $\text{CO}_3(\text{NH}_4)\text{H} + \text{NH}_2 \cdot \text{CO} \cdot \text{ONH}_4$  entwickelt sehr rasch 2  $\text{NH}_3$  und  $\text{CO}_2$ . Das  $\text{NH}_3$  diffundirt gleichmässig in den auf dem centralen Sockel ausgebreiteten Infusionstropfen und löst sich in dem Wasser.

1) Zur Erklärung der Strömungserscheinungen s. S. 320 ff.

Es ist nicht uninteressant, das Verhalten der *Bursaria* bei der immer weiter gehenden Diffusion des  $\text{NH}_3$  zu beobachten. Während ihre Excursionen Anfangs sich noch durch den ganzen Tropfen erstrecken, beginnt sie alsbald in ganz regelmässige Bewegungen zu verfallen (Fig. 43). Mit dem Vorderende voran schwimmt das Thier in einem nach rechts convexen Bogen gegen den Rand bis zu einer gewissen Zone, schnell, sobald es dieselbe erreicht, mit dem Hinterende voran zurück, in einer ebenfalls schwach rechts convexen Curve, bis zur Mitte des Tropfens, macht dann wieder randwärts einen Vorstoss und so fort; auf diese Weise durchläuft es im Kreis den Wassertropfen. Allmählich werden die Vorstösse gegen den Rand immer kleiner, und schliesslich überschreitet das Thier bei Oc. 3, Obj. 1 das Gesichtsfeld nicht mehr. Wird der Kreis immer enger, so wechselt das Thier plötzlich seine Stellung und schwimmt nunmehr mit dem Hinterende voran randwärts vor. JENNINGS hat dieses Hinstreben der Infusorien nach dem in den Wassertropfen eingeführten Alkali als positiv chemotropische Reizerscheinung aufgefasst und die Reaction des Thiers auf den Reiz als positiven Chemotropismus bezeichnet. Man kann sich dies wohl so denken im Gegensatz zu der Wirkung von Säuren, die auf die Infusorien stets abstossend wirken und möglichst lange gemieden werden.

Sobald nun die  $\text{NH}_3$ -Lösung allseitig den Körper des Infusors umspült, verfällt es momentan in Drehbewegungen, ohne sich dabei vom Platze zu entfernen, die Oberfläche des Körpers beginnt höckerig gebuchtet zu werden, das Thier pendelt hin und her, seine Excursionen werden wieder grösser, und plötzlich schwimmt es ohne sichtbare Störung in der Bewegung wie früher in beliebigen Bahnen in dem Tropfen umher mit beschleunigter Wimperthätigkeit. Der Oberflächencontour wird wieder eben, dann wieder gebuchtet und so abwechselnd, bis nach einigen Secunden die Bewegungen zu stocken beginnen und wieder Drehbewegung sich einstellt. Gleichzeitig quillt der Zelleib in der Peristomgegend colossal auf, der Alveolarsaum schwindet, und der Körper fängt an sich aufzulösen, wie wir es bei  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Wirkung verfolgten. Nach 2 Stunden war von dem Infusor nichts mehr übrig als die Granula, überall zerstreut in heftiger Molecularbewegung, zum Theil eingebettet in eine structurlose, ganz dünnflüssige, schleimige Masse, deren Flüssigkeitsgrad gegen das Centrum hin abnahm, wo sie allmählich in Protoplasmapartien mit ausgesprochen emulsivem Charakter überging, die eine centrale, geronnene Plasmapartie umschlossen.

Ebenso zerflossen *Stentor coeruleus* und *polymorphus*, sowie *Spirostomum* bei Einwirkung von  $\text{CO}_3(\text{NH}_4)\text{H} + \text{NH}_2 \cdot \text{CO} \cdot \text{ONH}_4$ , letzteres unter vollständiger Auflösung. Sobald sie in den Bereich der  $\text{NH}_3$ -Lösung kommen, contrahiren sie sich, bleiben in contrahirtem Zustand

trotz lebhafter Flimmerung liegen und beginnen alsbald, unter den auch bei Druckwirkung sich einstellenden Erscheinungen, zu zerfliessen.

Die Angaben ROSSBACH's über die Wirkung von Kali und Natron hydric. sol. in den von ihm untersuchten Concentrationsgraden und Liqu. ammon. caust. sind wenig genau, und ihre Richtigkeit war schon deshalb zu prüfen, weil er bemerkt, dass, wenn man „eine Verdünnung von 1 : 500 oder 1 : 400 von KOH oder NaOH der die *Stylonychia*, *Euplotes* und *Chilodon* enthaltenden Flüssigkeit zusetzt, die Thiere ohne jede Alteration weiter zu leben scheinen“. Selbst wenn der die Infusorien enthaltende Flüssigkeitstropfen so gross gewesen wäre, dass er nach Zusatz der genannten KOH-Lösung Lösungen von  $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{30}$  Proc. erhalten hätte, so trifft seine Behauptung von der Unschädlichkeit derartiger Concentrationen nicht zu, da nach meinen Erfahrungen, die mit den BOKORNY'schen gut harmoniren,  $\frac{1}{20}$ — $\frac{1}{30}$ proc. KOH-Lösungen auf *Chilodon* ebenso wie auf *Paramaecium*, auf *Stylonychia* aber noch viel energischer lösend wirken. Dasselbe gilt für seine weitem Concentrationsangaben.

Wenn nun auch die von ROSSBACH gegebene Schilderung der Zerfliessungserscheinungen für *Stylonychia* richtig ist, so kann ich doch seiner Auffassung, dass die zur schliesslichen Verflüssigung und Auflösung führenden Quellungsvorgänge sich am todten Protoplasma vollziehen, also postmortale Erscheinungen sind, nicht zustimmen. Wenn man freilich als Criterium für den Eintritt des Zelltodes das Aufhören der Bewegung und Nahrungsaufnahme betrachtet, wie es ROSSBACH thut, so kann man zwar die Auflösung als postmortale Erscheinung auffassen, jedoch sicher nicht die Quellung, welche vital ganz deutlich hervortritt. Aber es deutet nichts darauf hin, dass mit der Zerstörung der Pellicula des Alveolarsaums und dem Stillstand der Bewegungsorganoide auch das centrale Protoplasma dem Tode verfallen ist. Seine Structur ist in allen centralen Theilen noch erhalten, und es finden noch recht ausgiebige Strömungen in dem Protoplasma statt.

Wie ich früher schon erwähnte, ist es geradezu unmöglich, einen bestimmten Moment als den Eintritt des Todes zu bezeichnen, wenn nicht Gerinnung eintritt. Alle diese Veränderungen gehören in die nekrobiotische Erscheinungsreihe, sie stellen nur einzelne Momente der zum definitiven Tod führenden Entwicklung dar.

Myelinfiguren, deren von keinem Forscher gedacht wird, habe ich im zerflossenen Protoplasma gefunden.

## VII. Alkohole.

Die Wirkung von Alkohol auf ciliate Infusorien (*Chilodon*, *Stylonychia* und *Euplotes*) hatte ROSSBACH (58) zum ersten Mal geprüft und gefunden, dass bei Zusatz einer Lösung von 1 Alkohol : 10 H<sub>2</sub>O alle Thiere sofort starben, *Stylonychia* unter Auflösung, *Euplotes* unter leichter Schwellung und *Chilodon* unter „Trübung des Körperinhalts“ (also Gerinnung). Lösungen von 1 : 15 bewirkten eine im Anfang be-

deutende Beschleunigung der Wimperthätigkeit, die bei zunehmender Quellung des Körpers langsamer wurde, schliesslich verfielen die Thiere in Drehbewegungen. Die contractile Vacuole pulsirte viel langsamer, unter Vergrösserung ihres diastolischen Volums. Schliesslich löste sich das Plasma nach vorhergegangener starker Vacuolisation (*Euplotes*) und Bildung von Inter-alveolartropfen (*Euplotes* [?], *Chilodon*) vollständig auf. ROSSBACH'S Angaben von der Unwirksamkeit 5proc. Alkohollösung kann ich nicht bestätigen. Ueberhaupt ist die Genauigkeit aller seiner Untersuchungen, namentlich seine Erfahrungen über die Zeit, innerhalb welcher die von ihm verwendeten Lösungen zu wirken beginnen, sehr beeinträchtigt durch die mangelhaften Angaben über ihre Concentration. Die Untersuchungen SCHÜRMEYER'S (61) über die Wirkung von Chloralhydrat brachten nichts Neues. Er stellte die von ROSSBACH beobachteten Thatsachen an Paramäcien fest. Das pharmakologische Interesse waltete hier wesentlich vor, und so begnügte er sich meist mit der Feststellung der Zeit, bis zu welcher Infusorien der verschiedensten Abtheilungen in bestimmten Concentrationslösungen von Chloralhydrat noch zu leben vermochten. Nichts desto weniger beeilt er sich, aus seinen Beobachtungen, dass *Paramaecium* (*sp.*?) in 0,1 bis 0,05proc. Lösungen 1 $\frac{1}{2}$  Std. lebte, „wobei sich allerdings pathologische Anzeichen einstellten“, *Stentor* dagegen, „wenn auch völlig contrahirt“, 2 Std. aushielt, *Oxytricha* dagegen nach 1 Std. „alle Anzeichen stärkerer Beeinflussung darbot“ — welche, sagt er nicht —, die möglichst allgemeine Schlussfolgerung zu ziehen, dass „mit der Stellung im System die Empfänglichkeit für Chloralhydrat sinkt“. Trichocysten wurden nur selten ausgeworfen.

FAFRE-DOMERGUE (28) und VERWORN (64) begnügten sich mit der Feststellung der narkotisirenden Wirkung der Alkohole.

Nach meinen Erfahrungen schliesst sich die Wirkung schwacher Alkohollösungen direct jener der Alkalien an. Wurden Exemplare von *Paramaecium aurelia* in eine 5proc. Lösung von Aethylalkohol gebracht, welche man durch entsprechende Verdünnung von absoluten Alkohol erhielt, das mit Wachsfüsschen gestützte Deckglas aufgesetzt und das Präparat sofort untersucht, so zeigte keins der Thiere mehr irgend eine Spur von Bewegung. Alle Cilien des oberflächlichen Wimperapparats waren abgeworfen, nur die innerhalb des Schlundrohrs schlugen noch schwach. Die sofortige Zählung der Frequenz der contractilen Vacuolen ergab für die

vordere Vacuole 48, 52, 67, 45, 63, 71, 79, 84 Sec.,

hintere Vacuole 39, 44, 65, 71, 69, 81, 88 Sec.

zwischen je zwei Entleerungen, also eine stetige Abnahme der Frequenz bei kaum merklicher Vergrösserung des diastolischen Volums. Das Vorderende des Thiers war im Vergleich zum postoralen Theil aufgequollen, am Rande brachen überall Inter-alveolartropfen hervor, und

zugleich begann sich der Alveolarsaum wie bei  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Wirkung in der etwas hinter der Mitte gelegenen Zone vom Körper abzuheben und rasch nach beiden Enden hin sich abzustreifen (Fig. 45), entweder nur theilweise, und dann vor allem das Hinterende verschonend, oder seltner vollständig. Die Neubildung von Inter-alveolartropfen am Rande des abgehobenen Alveolarsaums dauert fort, während gleichzeitig andere unter Platzen zu Grunde gehen. Ob es sich in der Grenzmembran der einzelnen Flüssigkeitsräume um den gesammten Alveolarsaum oder die verflüssigte Pellicula handelt, entscheidet das Vorhandensein der Oberflächenstructur im ersten, ihr Fehlen im zweiten Fall.

Die merkwürdigste Erscheinung bei dem ganzen Vorgang ist jeden Falls, dass die Trichocysten nicht, wie man nach Analogie mit der Wirkung anderer Reagentien vermuthen möchte, sofort ausgeworfen werden, sondern sich in der grössten Mehrzahl mit dem Alveolarsaum, in welchem sie, wie ich früher gezeigt habe, befestigt sind, abheben — in grösster Mehrzahl sagte ich, nicht etwa weil einzelne im Plasma zurückbleiben könnten, sondern weil vorher vereinzelt einmal eine Trichocyste ihren Faden ausschleudert.

Auf Stadien, wie eines Fig. 44 wiedergiebt, bleibt das Infusor oft 2—3 Min. unverändert stehen. Nur die intraalveolare Flüssigkeitsansammlung vergrössert sich langsam, und neue Tropfen quellen am Rande hervor. Plötzlich macht sich eine über den ganzen Alveolarsaum weg laufende heftige Zuckung geltend: die abgehobenen Trichocysten fangen an, ihre Fäden auszuschleudern. Sobald dieser Vorgang einmal an einer Stelle eingesetzt hat, pflanzt er sich sehr rasch über den gesammten Alveolarsaum fort. Obgleich man durch nichts gehindert ist, das Ausschnellen der Fäden genau zu verfolgen, kann man doch nicht mit Sicherheit den Verlauf angeben. Die Trichocysten geben ihre senkrecht zur Oberfläche orientirte Lage auf, gerathen in heftig zuckende Bewegungen, fahren hin und her, sich um ihren Angelpunkt drehend, und plötzlich schiesst über der Pellicula der Faden hervor. Ich glaube, dabei bestimmt ein Zusammensinken des Trichocystenkörpers gegen die Oberfläche gesehen zu haben. Jeden Falls ist von letzterm nach dem Erscheinen des Fadens über der Oberfläche nichts mehr zu bemerken. Die grosse Mehrzahl der Trichocysten wird ausgeschnellt, jedoch findet man in jedem Exemplar einige, welche unverändert erhalten bleiben und entweder ihre Continuität mit dem Alveolarsaum bewahren oder bei der über die Oberfläche weg gehenden Erschütterung sich losreissen und im interalveolaren Flüssigkeitsraum herumflottiren. Von Contractionsvorgängen, wie sie VERWORN für das

Ausschleudern der Trichocysten verantwortlich macht, kann hier selbstverständlich nicht die Rede sein. Meiner Ansicht nach beruht in diesem Fall die Erscheinung auf einer Quellung, welche für das Anschwellen der Trichocysten überhaupt, auch da, wo sie ihre Continuität mit dem Protoplasma bewahrt haben, zur Erklärung genügen dürfte.

Auf die im ersten Abschnitt schon bewiesene Thatsache der pellicularen Natur der Inter-alveolartropfen-Membran brauche ich nicht noch einmal näher einzugehen.

Bei der Abhebung des Alveolarsaums und der Trichocysten war natürlich das Corticalplasma vollständig zerstört worden. Seine plasmatische Gerüstsubstanz lag als feinkörniges, structurloses Gerinnsel dem entoplasmatischen Zelleib auf, der durch eine deutlich hervortretende feine Lamelle in regelmässigem Contour gegen das Corticalplasma begrenzt war. Das Entoplasma war sehr undurchsichtig geworden, nirgends zeigte es eine Spur von Bewegung; es war wie gelähmt, vielleicht geronnen. Erst einige Zeit, nachdem die geschilderten Vorgänge längst verlaufen waren, aber immer eine Neubildung von Inter-alveolartropfen noch stattfand, machten sich Verschiebungen in dem Entoplasma geltend, die zu seiner horizontalen Ausbreitung durch den ganzen intraalveolaren Raum und zur Zersprengung in einzelne zusammenhangslose Schollen führte. Von activen Strömungen konnte nicht die Rede sein, weil das Protoplasma längst geronnen war. Die Verschiebungen beruhten auf einer postmortal sich einstellenden Lösung, indem das Plasma in einzelnen von der Peripherie gegen das Centrum langsam vordringenden Bahnen durchsichtiger und flüssiger wurde. Granula und kleinere Plasmaschollen lösten sich ab und schwammen in Molecularbewegung durch die im Alveolarsaum entstandenen Risse weg. Jedoch konnte von einer Verflüssigung, wie wir sie als Uebergangsstadium vom Leben zur totalen Auflösung ange-troffen hatten, nicht die Rede sein, weil die einmal geronnenen Partien, auch wenn sie zum Theil gelöst wurden, nie mehr Tropfenform annahmen. Der Vorgang beruhte einfach auf einer corrodirenden Wirkung des Mediums auf das seines Alveolarsaums beraubte Protoplasma. Pellicula und Alveolarsaum waren inzwischen ebenfalls vollständig zerfallen und aufgelöst oder doch in kleine Fetzen zersprengt. Derartige Zerfallserscheinungen stellten sich bei allen Individuen früher oder später ein.

Bei andern Individuen machte sich eine horizontale Ausbreitung des Protoplasmas schon vor seiner Gerinnung bemerkbar, und so konnten sich, namentlich da, wo der Alveolarsaum nicht vom Körper abge-

hoben war, mit ausgeflossenem Protoplasma erfüllte Inter-alveolartropfen wie bei Druckwirkung bilden. Das Plasma erfuhr dann stets in den Tropfen eine Gerinnung. Zahlreiche mit  $\frac{1}{1000000}$  Proc. Methylenblau gemachte Vitalfärbungen liessen stets den wabigen Bau des geronnenen Protoplasmas deutlich hervortreten (Fig. 46). Wurde das Methylenblau dem Alkohol zugegeben, so fing das Protoplasma sofort, nachdem die Abhebung des Alveolarsaums begonnen hatte, sich zu färben an, Anfangs schwach, dann immer stärker central fortschreitend. Der Kern tingirte sich sofort ganz dunkelblau. Auch die Färbung des geronnenen Protoplasmas war bald so intensiv, dass es in dichtern Schichten vollkommen undurchsichtig wurde. Die den alveolaren Schlauch erfüllende Flüssigkeit hatte die Farbe des Mediums, die Inter-alveolartropfen erschienen ungefärbt. Mit der Zeit wurde der alkoholischen Lösung aller Farbstoff entzogen und im Plasma angehäuft.

Interessante Verhältnisse über die Morphologie der contractilen Vacuolen liessen sich an einem mit 5proc. Alkohol behandelten *Paramecium*, dessen Alveolarsaum sich abgehoben hatte, feststellen (Fig. 47). Die hintere contractile Vacuole war auf dem Stadium grösster Dilatation stehen geblieben, die vordere offenbar gerade in Entleerung begriffen. Sie liegen beide in dem von einer feinen Membran begrenzten Entoplasma. Das Corticalplasma ist zerstört. Die runde, von einer deutlichen Plasmalamelle begrenzte Vacuole ist von den ringförmig angeordneten, prall gefüllten und bei seitlicher Ansicht länglich oval erscheinenden 8 zuführenden Canälen umgeben wie der Fruchtknoten einer Blüthe von den Kelchblättern. Die Canäle sind ebenfalls von einem deutlichen plasmatischen Contour begrenzt. Die lamellöse Plasmawand der contractilen Vacuole ist an ihrem distalen Ende ausgezogen in ein enger werdendes, den intraalveolaren Flüssigkeitsraum durchsetzendes Rohr, welches am Ende eine plasmatische Wandverdickung besitzt und durch einen feinen Porus auf der Oberfläche des trichterartig nach innen gezogenen Alveolarsaums ausmündet. Vor der Mündung ist das ausführende Röhrchen von einer quer verlaufenden, ziemlich starken Plasmalamelle durchsetzt. Die zuführenden Canäle erscheinen als seitliche Ausstülpungen der die contractilen Vacuolen umziehenden, verdickten Plasmamembran. Die Wand des ausführenden Endabschnitts der vordern contractilen Vacuole ist winklig geknickt. An dieser Stelle liegt ein granulaartiges Körnchen.

Jeden Falls geht aus dieser Beobachtung hervor, dass das contractile System, also Vacuole und Endabschnitt der zuführenden Canäle

von einer dichtern Plasmalamelle begrenzt sind, was ja a priori schon angenommen werden muss, wenn man die Constanz in der Lage der contractilen Vacuole verstehen will. Ebenso ist der Abschluss der contractilen Vacuole gegen den Porus durch eine feine Lamelle erwiesen. Dass es sich in dem ausführenden Endabschnitt nicht um einen besonders differenzirten Excretionscanal, sondern nur um die gedehnte und geronnene Lamelle handelt, in welcher sich das Protoplasma gegen die Vacuole hin differenzirt hat, dürfte aus der Morphologie der contractilen Vacuole klar sein.

2proc. Alkohol hatte eine wesentlich andere Wirkung. Die Thätigkeit der Flimmern wurde sofort bei Zusatz der Lösung sehr gesteigert. Die Thiere schiessen in beliebigen Bahnen, steile Schraubenlinien beschreibend, in dem Tropfen umher. Mit einer allmählich sich einstellenden Abnahme der Geschwindigkeit treten die charakteristischen Drehbewegungen auf. Der Körper beginnt am Vorderende stark aufzuquellen. Schliesslich hört die Locomotion auf und alsbald auch die Drehbewegungen. Alle Cilien stehen unbeweglich starr senkrecht von der Oberfläche ab. In so fern zwar, als nunmehr nach 10—12 Min. langer Einwirkung eine Abhebung des Alveolarsaums und Bildung zahlreicher Inter-alveolartropfen eintrat, auch das Verhalten der Trichocysten dasselbe war, wie in 5proc. Alkohol, schloss sich die 2proc. Lösung durchaus der vorgenannten an, aber ihre Wirkung auf das Protoplasma war eine principiell andere. Während 5proc. Alkohol auf das Protoplasma wie ein Gerinnungsmittel gewirkt hatte, bedingte 2proc. seine vollständige Auflösung ganz wie  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ . Während dort der seines Alveolarsaums beraubte Protoplasmaleib zum Theil die Normalgestalt des Infusors beibehielt, fängt hier das Plasma an, sich nach Abhebung des Alveolarsaums mehr und mehr abzukugeln, quillt zusehends auf und breitet sich in der interalveolaren Flüssigkeit aus. Schliesslich stellt es nur noch eine structurlose, dünnflüssige und durchsichtige Masse dar, in welcher Granula, Excretkrystalle, unverdaute Nahrungsreste und der Kern in lebhafter Molecularbewegung umhertanzen. Immer mehr Flüssigkeit diffundirt hinein, endlich reisst der Alveolarsaum an irgend welchen Stellen, an welchen er durch Bildung von Inter-alveolartropfen auf seine innere Lamelle reducirt war, durch, der ganze flüssige Inhalt fliesst aus und mischt sich mit dem Medium, alle Inhaltskörnchen in BROWN'scher Bewegung zerstreud. Schliesslich ist nichts mehr übrig als ein ausgelaufener Schlauch, der Alveolarsaum, in welchem nur noch wenige Körnchen und der Kern umhertummeln, die ihren Ausweg durch die

Oeffnungen nicht hatten finden können. Die Cilien sitzen zum Theil noch fest, wirt durch einander oder in grössern Gruppen mit ihren Enden pinselartig verklebt, zum Theil sind sie in Loslösung begriffen. Der Alveolarsaum erfährt eine vollständige Zerstörung durch Inter-alveolartropfenbildung.

1proc. Alkohol wirkte bedeutend langsamer als 2proc. Erst nach 70—90 Min. machte sich, nach anfänglicher Beschleunigung der Bewegung und einer während der ganzen Zeit beobachteten Verlangsamung der Frequenz der contractilen Vacuolen, eine kolossale Aufquellung des Vorderendes geltend. Ausserdem verfallen die Thiere in Drehbewegungen. Nach weitem 5—8 Min. hatten die Cilien ihre Thätigkeit eingestellt. Die Trichocysten wurden zum grössten Theil ausgeworfen unter Zerstörung des gesammten Corticalplasmas durch Zerplatzen der Waben und Verflüssigung der Gerüstsubstanz. Die Aufquellung des Körpers nahm rasch zu, jedoch trat nie eine Abhebung des Alveolarsaums ein. Das Corticalplasma wurde vollständig aufgelöst. Auch im Entoplasma traten Verflüssigungscentren auf, die jedoch nur eine beschränkte Erweiterung erfuhren. Der grösste Theil des centralen Entoplasmas war unter Gerinnung abgestorben. Inter-alveolartropfen kamen nur vereinzelt zur Beobachtung. Die Pellicula wurde nicht gesprengt.

Genau dieselbe Wirkung hatten  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{1}{8}$ proc. Lösungen, nur brauchten sie entsprechend länger Zeit, bis ihr schädlicher Einfluss bemerkbar wurde. 10proc. und 20proc. Alkohol entsprechen in ihrer Wirkung dem 5proc. Der sofort geronnene, vom abgehobenen Alveolarsaum umschlossene Protoplasmaleib blieb ohne postmortale Zerklüftung in seiner Gestalt erhalten. Das Verhalten der Trichocysten war dasselbe.

*Bursaria truncatella* zerfliesst bei Einwirkung von 2proc. und 5proc. Alkohol genau wie bei Druck. Bei 2proc. Alkohol machen sich nach ca. 15—18 Min., abgesehen von sofortigen unregelmässig rotirenden Bewegungen um eine ideale, ungefähr durch die Körpermitte gehende und zum Objectträger senkrechte Axe, die ersten Anzeichen des beginnenden Zerfalls in der Zerstörung des Alveolarsaums und der bruchsackartigen Vorwölbung des peristomalen Protoplasmas geltend. Die verflüssigte Partie löst sich in Form einzelner Tropfen ab, die auf die bekannte Weise zu Grunde gehen. Natürlich waren auch die betreffenden Cilien zum Stillstand gekommen und abgefallen. Nach Verschluss und Glättung der Wundstelle schwimmen die Thiere weiter. Die Vacuolisation des Plasmas nimmt immer mehr zu. Es treten recht grosse helle

Blasenräume auf, zum Theil durch spontane Quellung, zum Theil durch Zusammenfliessen kleiner Flüssigkeitsräume des alveolären Plasmas. Nach einiger Zeit erfasst derselbe Zerfall wieder eine andere Partie der Oberfläche und so fort, bis die Thiere nach ca. 1—2 Stunden nichts mehr darstellen als kleine, um  $\frac{2}{3}$  bis  $\frac{3}{4}$  des normalen Durchmessers zusammengeschrumpfte, durch und durch schaumige Protoplasmakugeln, in welchen alle Uebergänge von den feinsten Vacuolen bis zu grossen Flüssigkeitstropfen vorhanden sind. Meist findet man an irgend einer randlich vorspringenden Stelle noch einige energielos schlagende Membranellen, die letzten Reste der adoralen Spirale. Sonst fehlt jede Bewimperung. Die periphere Wabenlage hat sich alveolarsaumartig angeordnet. Dieser Alveolarsaum hat natürlich nichts mit dem frühern zu thun, er ist eine Neubildung, indem das Plasma den bekannten Gesetzen der Schaumbildung folgt. Nach einiger Zeit ergreift diesen grossen Protoplasmotropfen an irgend einer Stelle die Auflösung. Es kommt nicht mehr zum Verschluss der Wunde, das Plasma fliesst aus einander, benachbarte Vacuolen platzen in einander oder auch nach aussen. Die randlichen Partien lösen sich auf, der übrige Theil geht unter Gerinnung zu Grunde (Fig. 48).

10proc. Alkohol zerstört sofort den Alveolarsaum, jedoch kommt es nicht zum Zerfliessen der *Bursaria*, da das Plasma momentan gerinnt.

4,2—8,4proc., also concentrirte Lösungen von Aethyläther hatten in allen Details genau denselben Einfluss auf das Zerfliessen von *Paramaecium* wie 5proc. Alkohol; 2proc. Aetherlösung stellt sich 2proc. Alkohol direct an die Seite, was die Abhebung des Alveolarsaums und das Verhalten der Trichocysten dem 1proc. Alkohol, was die Verflüssigung des Protoplasmas anbelangt. Auch die Zeit, innerhalb welcher die verschiedenen Erscheinungen bei Aetherbehandlung sich einstellten, stimmte mit jener bei Alkoholwirkung überein.

Um die Wirkung von Chloroform zu prüfen, wurde in einem Reagenzglaschen filtrirtes Culturwasser mit  $\text{CHCl}_3$  längere Zeit kräftig geschüttelt; hierauf liess man das ungelöste Chloroform sich absetzen und verwendete das sehr stark nach  $\text{CHCl}_3$  riechende Wasser in der bekannten Weise.

Die Wirkung solcher Lösungen war genau dieselbe wie die von stärkerm (5—10proc.) Alkohol oder (4,2—8,4proc.) Aether.

Schon SCHÜRMYER (61) hatte gefunden, dass  $\text{CHCl}_3$ -Dämpfe stark quellend auf Paramäcien wirken. Als typisches Merkmal der  $\text{CHCl}_3$ -Wirkung führt er an: „Die ungemaine Länge und das starre Aussehen

der sofort auf der ganzen Oberfläche des Zelleibs zu Tage getretenen Trichocystenfäden“. Abgesehen davon, dass bei den von mir angewandten Lösungen die Trichocysten sich stets mit dem Alveolarsaum abhoben, wovon übrigens SCHÜRMEYER nichts erwähnt, fand ich die nachträglich ausgeschnellten Trichocysten so lang und starr wie gewöhnlich. Obgleich die Thiere jeweils rasch zerfielen unter Quellungserscheinungen, die sich aber „wegen der raschen Plasmaveränderungen nicht näher untersuchen liessen“, so beurtheilt er doch die Wirkung des  $\text{CHCl}_3$  „als leichte Lähmung“. Diese Arbeit enthält auch sonst noch eine Reihe sehr merkwürdiger Angaben. So hat er z. B. gesehen, wie Stentoren bei Strychninbehandlung Trichocysten ausschnellten und bildet sie sogar ab.

Aus diesen Versuchen über die Wirkung verschiedener Concentrationen von Alkohol, Aether und Chloroform und ihre Bedeutung für das Zerfliessen der Infusorien geht mit überzeugender Klarheit die Thatsache hervor, dass diese Stoffe in schwächern Concentrationen auflösend, in stärkern härtend, also wie Gerinnungsmittel auf das Plasma wirken und dass diese Grenze für Alkohol und Aether rund bei 5 Proc. liegt. Das Zerfliessen erfolgt bei *Bursaria* genau in derselben Weise wie bei Druck- oder Alkalienwirkung, bei *Paramaecium* wie bei Alkalienwirkung, wobei nur das Verhalten der Trichocysten eine Ausnahme macht. Auf die Thätigkeit der Cilien wirken sie, wie schon ROSSBACH für Alkohol bemerkte, Anfangs erregend, später lähmend. Die contractilen Vacuolen erfahren eine Verlangsamung ihrer Frequenz unter geringer Grössenzunahme des diastolischen Volums. Die Frage, worauf es beruht, dass verschiedene Concentrationen eine so verschiedene Wirkung haben, vermag ich nicht zu beantworten. Ebenso wenig wie in frühern Fällen vermag ich in dem tropfigen Zerfall des Protoplasmas der Heterotrichen Contractionserscheinungen zu erblicken, aus den schon oben dargelegten Gründen.

### VIII. Sauerstoffentziehung.

Um das Zerfliessen der Infusorien bei O-Mangel zu untersuchen, wurden verschiedene Methoden angewandt. Schon früher hatte W. KÜHNE (35) in seinen Untersuchungen über die Bedeutung des O für die Lebensfunctionen des Protoplasmas auf die Schwierigkeit hingewiesen, die dem Verdrängen der atmosphärischen Luft durch indifferente Gase bis auf die kleinsten wirksamen O-Reste aus der Gaskammer oder dem Wasser, in welchem die Infusorien untersucht werden, entgegenstehen. Es mussten daher alle frühern Versuche unter einer gewissen Ungenauigkeit leiden.

Neben der Methode, den O möglichst durch H-Gas zu entfernen, wurde das von KÜHNE (36, 37) als energisches Reductionsmittel empfohlene

## A. Ferrum hydrogenio reductum

zur Sauerstoffentziehung mit Erfolg verwendet. Dem Heidelberger physiologischen Institut erlaube ich mir, auch an dieser Stelle für die freundliche Ueberlassung dieses Körpers meinen besten Dank auszusprechen.

Das durch Wasserstoff reducirte Eisen, welches in Form eines feinen, schwarzen Pulvers in den Handel gebracht wird, gelangte in verschiedener Weise zur Verwendung. Entweder wurde es wie das kohlen saure Ammoniak in einer dünnen Lage in der Rinne des dort schon gebrauchten Objectträgers vertheilt und mit dem zu untersuchenden, in ausgekochtem oder ausgepumptem Wasser auf dem erhöhten Glassockel befindlichen Object durch ein Deckglas und das früher erwähnten Fett abgeschlossen, oder es wurde zur Befreiung von anhaftender Luft mit Wasser gekocht, die schwarze Mischung in einem gut verschlossenen Glas unter Wasser abgekühlt und in einem auf einen gewöhnlichen Objectträger gebrachten Tropfen der erhaltenen Mischung die zu untersuchenden Infusorien vertheilt und unter Vermeidung von Luftblasen mit einem grössern, nach aussen ebenfalls abgeschlossenen Deckglas bedeckt. Das erste Verfahren wurde eingeschlagen, um eventuell auftretende schädliche Einflüsse des Oxydhydrats auszuschliessen, das sich aus dem bei der Oxydation von Fe in Gegenwart von  $H_2O$ , O und  $CO_2$  zuerst entstehenden Ferrocyanat bei weiterer Oxydation des letztern bildet. Es hat sich jedoch im Laufe der Versuche und der Uebereinstimmung der Resultate ergeben, dass eine schädigende Wirkung des Gemenges nicht besteht, so dass das letzte Verfahren wegen seiner grössern Bequemlichkeit und der grössern Wirksamkeit des Eisens in diesem Falle und dem damit zusammenhängenden raschern Verlauf der Erscheinungen ausschliesslich verwendet wurde.

Wie bei der Wirkung anderer Reagentien fallen auch die zeitlichen Differenzen, innerhalb welcher die Zerfliessungserscheinungen bei verschiedenen Individuen sich einstellen, besonders auf. Bei der ersten Versuchsanordnung machten sich ebenso wie bei der zweiten an den mit Zoochlorellen lebhaft grün gefärbten *Stentor polymorphus* die desoxydirende Wirkung des Eisens bei einigen Exemplaren schon nach 20 Min. bemerkbar, während bei andern Individuen Störungen erst auftraten, als die erstern schon weitere Veränderungen eingegangen waren. Der *Stentor*, welcher zuerst vollkommen ausgestreckt umherschwamm, stellte nach bald aufgetretener Verlangsamung der Wimperthätigkeit seine Locomotion völlig ein, und nach mehreren, Anfangs ruckweise, später langsamer erfolgenden Contractionen, denen nur eine unvollständige Streckung folgte, hatte er Kugelgestalt angenommen. Nach 2—3 Minuten hörten die Cilien an irgend einer Stelle des Körpers zu schlagen auf, und von hier aus pflanzte sich die Lähmung nach allen

Seiten hin über die ganze Oberfläche fort, so dass nach wenigen weiteren Minuten nur noch die Membranellen der adoralen Spirale, allerdings unregelmässig, bald nach aussen oder innen, bald nach rechts oder links hin undulirten. Ab und zu rafften sich einige der zum Stillstand gezwungenen Cilien noch einmal zu einigen kraftlosen Zuckungen auf. Zugleich liess die Contraction der Myoneme etwas nach, und der *Stentor* streckte sich ein wenig in die Länge; in Folge des Schlagens der Membranellen begannen die Thiere langsam und mit Unterbrechungen um eine zur Ebene des Objectträgers senkrechte Axe zu rotiren. Inzwischen hatte sich eine bedeutende Aufquellung des Protoplasmas bemerkbar gemacht, welche sich in rascher Zunahme der Vacuolisation, verbunden mit Durchsichtigerwerden des Protoplasmas aussprach. Zugleich entstanden genau wie bei gepressten Exemplaren in der Gegend der zuführenden Canäle secundäre contractile Vacuolen; einmal zählte ich 7 Stück, welche sich selbständig in sehr unregelmässigen Zwischenräumen entleerten und wieder bildeten, in Grösse Gestalt, Vollständigkeit oder Unvollständigkeit der Entleerungen mit all den früher schon besprochenen möglichen Modificationen. Die Frequenz der primären contractilen Vacuole war bedeutend verlangsamt. Die Aufquellung nahm im Verlauf der nächsten Stunde langsam aber nahezu constant, gegen Schluss etwas rascher zu, wie folgende Tabelle zeigt, welche einer Versuchsreihe mit *Stentor coeruleus*, der sich genau wie *St. polymorphus* verhält, entnommen ist; die Zahlen sind die bei Obj. 2, Oc. 3 gemessenen Mikrometerwerthe.

Zeit	grösste Länge	grösste Breite	Zeit	grösste Länge	grösste Breite
550	5,5	4,7	632	6,2	5,8
555	5,6	4,8	637	6,3	6
602	5,7	5	640	6,4	6,1
609	5,8	5,2	644	6,4	6,2
615	5,9	5,3	647	6,5	6,3
619	6	5,5	650	6,5	6,4
623	6,1	5,6	652	6,6	6,5
628	6,2	5,7	654	6,6	6,6

In diesem Augenblick, in welchem der *Stentor* eine aufgeblähte, durch und durch vacuoläre Kugel darstellte, an deren vorderm Rande die Membranellen der adoralen Zone immer noch in Bewegung waren, quoll am linken Peristomrand das Protoplasma bruchsackartig vor, durch und durch schaumig, wie bei gepressten Thieren, es traten wie dort an einzelnen andern Stellen Interalveolartropfen auf, und alsbald quoll überall das Protoplasma tropfenartig vor. Alle übrigen Ver-

änderungen waren genau dieselben wie bei Druckwirkung, und zum Schluss bildete der *Stentor* eine geronnene Masse von annähernder Kugelgestalt, welche von einer structurlosen, verflüssigten Hülle umgeben war, in der die eingelagerten Granula in BROWN'scher Bewegung umhertrieben. Das Bild entsprach dem einer unter  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Wirkung zerflossenen *Bursaria*.

Es ist eine auffallende Thatsache, die sich bei meinen Versuchen mit Eisen immer wieder vordrängte, dass der mit Zoochlorellen dicht durchsetzte *Stentor polymorphus* der Wirkung dieses energischen O-Absorbanten weit länger zu widerstehen vermag als *St. coeruleus*. Es ist mir sehr wahrscheinlich, dass diese grössere Zählebigkeit dem Vorhandensein der chlorophyllhaltigen Algen im Protoplasma zuzuschreiben ist, welche bei dauernder Belichtung fortwährend O produciren und gewissermaassen ein Reservoir bilden, aus welchem das Protoplasma den ihm entzogenen O bezieht.

Damit kommen wir zu der Frage, wie wir uns die Wirkung des Eisens zu denken haben: entzieht es einfach dem umgebenden Medium den Sauerstoff und sterben die Infusorien schliesslich aus Mangel an O ab, oder dringt die Eisenoxydullösung in die Zelle ein und wirkt desoxydirend auf den vom Protoplasma absorbirten oder locker chemisch gebundenen Sauerstoff?

Zu einer entschiedenen Beantwortung der Frage dürfte wohl noch eine Reihe von Versuchen nothwendig sein. Dass in dem Präparate, wenn man das mit Eisenpulver versetzte Wasser verwendet, ein gelöstes Oxydulsalz vorhanden ist und dieses dem Protoplasma den O entzieht, hat KÜHNE (36, p. 46) sehr wahrscheinlich gemacht. „Aber — fügt er hinzu — die schwache Concentration der Lösung, gesichert überdies durch ihre Unbeständigkeit, erklärt die Unschädlichkeit des Gemenges, die übrigens mit der Zeit eine Grenze findet, ersichtlich an den den Eisen-salzen eigenthümlichen Veränderungen, die nach längerer Einwirkung auftreten“ (Dunklerfärbung des Protoplasmas, blaugrünliche Färbung des Zellsafts von *Tradescantia*). Unmöglich wäre es nicht, dass gerade die grössere Energie, mit welcher derartige Mischungen, im Vergleich mit Eisen, bei der ersten Versuchsanordnung wirken, auf Rechnung einer diffusiblen und auf dem Protoplasma „fixirten“ O desoxydirend wirkenden Lösung eines Eisenoxydulsalzes zu setzen wäre, obgleich ich von der als charakteristische Eisenwirkung angegebenen Dunklerfärbung des Protoplasmas nichts bemerken konnte.

Wie diese Verhältnisse auch liegen mögen, — für die Frage nach den Zerfliessungserscheinungen ist jeden Falls von Interesse, dass die Thiere bei Sauerstoffentziehung eine ansehnliche Quellung und Verflüssigung des Protoplasmas erfahren mit all den früher schon erörterten

Begleiterscheinungen, welche bei Wirkung von Druck und quellenden Mitteln sich einstellen.

Die Lebensdauer von *Stentor coeruleus* betrug bei dieser Versuchsanordnung nicht über 3, die von *polymorphus* nicht über 4 Stunden. Natürlich ist obiger Schluss von der grössern Zählebigkeit des *St. polymorphus* nur gestattet, wenn man beide Arten neben einander in einem Präparat hat, da die Versuchsbedingungen in jedem einzelnen Fall nie absolut gleich gemacht werden können.

*Paramaecium aurelia* ging nach ca. 1—3stündiger Einwirkung unter schwacher Aufquellung des Vorderendes, vollständiger Abkuglung des Kerns, Verlangsamung der Frequenz der Vacuolen und Vergrößerung ihres diastolischen Volums, Bildung von Interalveolartropfen und Gerinnung des Protoplasmas zu Grunde. Die Thiere hatten alle von dem Eisenpulver gefressen.

## B. Wasserstoff und Vacuum.

Trotzdem wäre es gewagt gewesen, aus dem Zerfliessen der Infusorien bei Behandlung mit Eisen den damit entfernten Sauerstoff als einzige Ursache für die auftretenden Quellungserscheinungen verantwortlich zu machen, wenn diesen Versuchen nicht andere mit Wasserstoff und im Vacuum zur Seite ständen. Während dort die Möglichkeit nicht ausgeschlossen war, dass das gelöste Reductionsmittel auch chemisch an das Protoplasma gebundenen O entziehe oder sogar giftig wirke, war ein solcher Einfluss für den indifferenten H oder das Vacuum vollständig ausgeschlossen, da ihre einzige Wirkung nur in einer Erniedrigung oder Aufhebung des partiären Sauerstoffdrucks zu suchen ist.

### 1. Wasserstoff.

KÜHNE (35, 37) hat ausdrücklich darauf hingewiesen, mit welchen Schwierigkeiten es verknüpft ist, Wasserstoff vollkommen rein darzustellen. Es hat sich auch bei meinen Versuchen gezeigt, dass das vom hiesigen Chemischen Institut bezogene sog. chemisch reine und vollständig arsenfreie Zink, das zur H-Entwicklung genommen wurde, doch recht arsenhaltig war und in Folge dessen der H recht beträchtliche Mengen von Arsen- und Schwefelwasserstoff mit sich führte. Es musste in Folge dessen ein umständlicher Apparat von Waschflaschen aufgestellt werden, um den H von seinen Verunreinigungen zu befreien und zu trocknen, wobei alle Kautschukverbindungen möglichst vermieden wurden. Das in einem KIPP'schen Apparat entwickelte Gas wurde durch Kalilauge, Silbernitrat, erwärmte Kaliumpermanganatlösung, Natronkalk und über eine geglühte Kupferspirale geleitet und von hier aus

direct vermittels eines kurzen Kautschukschlauchs in die früher schon bei CO<sub>2</sub>-Wirkung gebrauchte Gaskammer. Bei der Untersuchung über die Wirkung des H wurde, um eine möglichst vollständige Absorption des im zugeleiteten Gas eventuell noch vorhandenen O zu erreichen und letztern zugleich grösstmöglich dem Wasser zu entziehen, in der Rinne der Gaskammer eine dünne Schicht des von anhaftender Luft vorher befreiten reducirten Eisens ausgebreitet. Mindestens 1 Stunde, bevor das H-Gas zur Verwendung kam, wurde die Gasentwicklung begonnen. Alsdann wurde das Object in ausgekochtem oder ausgepumptem Wasser auf den Sockel der Gaskammer gebracht, das gut festgekittete Deckglas aufgelegt, beide Hähne geöffnet, 20 Min. lang H durch den Apparat geleitet, beide Hähne geschlossen und die Gaskammer nach Ausschaltung aus der Leitung zur Untersuchung unter das Mikroskop gebracht.

Ich war überrascht, schon nach 20 Min. langem Durchleiten von H eine so energische Wirkung zu finden. Die Stentoren stellten alle stark kuglig contrahirte, aufgequollene Plasmakörper dar, durch und durch vacuolär. Einzelne waren schon zerflossen. Die Cilien und Membranellen schlugen nur noch kraftlos. Die meisten lagen still, einige rotirten langsam um eine zur Längsaxe senkrechte Verticalaxe, kamen jedoch bald zur Ruhe. Im Laufe der nächsten 30 Min. zerflossen alle *Stentor coeruleus* unter den für die Eisenwirkung charakteristischen Erscheinungen; *Stentor polymorphus* hielt sich bei gleicher Versuchsanordnung länger. Man fand einzelne noch nach 80 Min. am Leben; ein *St. polymorphus* begann sogar erst nach 1 Std. 52 Min. zu zerfliessen.

Ebenso energisch war bei gleicher Versuchsanordnung und 20 Min. langem Durchleiten von H die Wirkung auf *Paramecium aurelia*. Als das Präparat zur Untersuchung kam, war ein Theil der Thiere schon zu Grunde gegangen. Andere zeigten die charakteristischen Drehbewegungen. Nach und nach wurde die Flimmerung matter und lief nur noch in langsamen Wellen über den Körper hin. Die weitem Veränderungen, wie sie sich auch bei Fe-Wirkung einstellen, hat schon LOEB (41) richtig beobachtet: Aufquellen des Vorderendes, Hervorquellen von Inter-alveolartropfen. Die Frequenz der contractilen Vacuolen ist nach meinen Erfahrungen unter Vergrösserung ihres diastolischen Volums herabgesetzt, wie folgende Zählungen ergaben:

vordere Vacuole 40, 30, 39, 41, 40, 41 Sec.,

hintere Vacuole 36, 38, 38, 43, 39 Sec.

Bei diesem Exemplar erfolgte nach der zuletzt aufgezeichneten Frequenzzahl keine Entleerung mehr, die Vacuolen schollen zu grossen Tropfen an, blieben in mächtiger Dilatation stehen, ihre Grenze gegen das

Plasma blasste immer mehr ab, und schliesslich waren sie nicht mehr als discrete Flüssigkeitstropfen zu unterscheiden, nur eine durchscheinende Stelle deutete ihre frühere Lage noch an. Die Trichocysten waren inzwischen ausgeworfen worden, und die Cilien hatten ihre Thätigkeit vollständig eingestellt. Die Oberflächenstructur der Pellicula war in den beiden vordern Körperdritteln immer mehr geschwunden; schliesslich schien der noch weiter aufgequollene Körper, der sich mehr und mehr der Kugelgestalt näherte, nur noch von einer undeutlichen matten Membran begrenzt, mit Ausnahme des Hinterendes, welches, wie schon LOEB hervorhebt, seine normale Gestalt beibehielt. Ueberall am Rande des Plasmas entstanden Auflösungscentren, und Körnchen traten in Molecularbewegung in die Interalveolartropfen ein. Die Auflösung erstreckte sich nur auf das Corticalplasma und die äussersten Lagen des Entoplasmas, die centralen Partien gerannen. Wie schon LOEB bemerkt, tritt der Kern sehr bald nach der Einwirkung des H-Gases als ein deutlich kugliges Gebilde hervor. Genau so wie Wasserstoff wirkt nach LOEB auch Stickstoff.

Wenn LOEB dagegen erst nach 24stündiger Einwirkung von H und N Zerfliessungserscheinungen von *Paramaecium aurelia* eintreten sah, so beruht dies meiner Ansicht nach darauf, dass er nicht für eine genügende Absorption des im Wasser enthaltenen O gesorgt und wahrscheinlich grosse Wassermengen in die Gaskammer gebracht hat. Bei allen meinen Versuchen waren die Thiere 25—30 Min. nach Schluss der Kammerhähne zerflossen. In eigenthümlicher Weise, die nach allem Dargelegten keiner besondern Zurückweisung bedarf, erklären LOEB u. HARDESTY (40) die von ihnen als „hyaline Blasen“ bezeichneten Interalveolartropfen. Sie sagen nämlich: „Was die Entstehung der Blasen bei O-Mangel betrifft, so beobachteten wir gelegentlich, dass denselben eine Zunahme im Volum und der Zahl der (contractilen) Vacuolen vorausgeht. Es wäre denkbar, dass eine Zunahme der Secretionsthätigkeit durch den Sauerstoffmangel hervorgerufen wird. Vielleicht handelt es sich um Aehnliches bei der Anwendung starker Ströme.“

Die Wirkung von H-Gas auf *Stylonychia* hat schon ROSSBACH (58) untersucht und dabei principiell dieselbe Wirkung erhalten wie bei quellenden Stoffen. Seine Resultate stimmen gut mit meinen Beobachtungen überein.

## 2. Vacuum.

J. CLARK'S (15) Versuche im nahezu völligen Vacuum haben ergeben, dass *Stylonychia* bei einem Luftdruck von 2 mm Quecksilber (Tpt. 17,2° C) schon nach 4 Min. ihre Bewegungen sistirte, um nach einer weitem Minute zu zerplatzen. Aehnlich verhielten sich *Pleuro-*

*tricha*, *Paramecium* und *Chilodon*, von welchen die beiden letzten bei länger dauernder O-Entziehung unter Aufquellung des Vorderendes und Bildung von Interalveolartropfen zu zerfliessen begannen. Bei sofortiger Steigerung des Luftdrucks auf nur 6 mm stellte sich die Cilienbewegung fast momentan wieder ein, und das Zerfliessen von *Stylonychia* wurde sofort sistirt. Die theilweise aufgelösten Thiere schwammen nach einiger Zeit wieder munter umher. Die kleine *Glaucoma* zerfloss sofort, ohne dass sie durch Erhöhung des Druckes noch hätte gerettet werden können. ENGELMANN'S (27) Versuche über den Einfluss wechselnder O-Spannung auf *Paramecium* im intermittirenden Vacuum, d. h. bei wechselnder O-Spannung innerhalb eines Versuchs, stimmen hiermit gut überein, indem er nachweisen konnte, dass die Thiere bei Veränderung der O-Spannung durch Erhöhung oder Verminderung des Drucks sehr unruhig werden und am Vorderende aufzuquellen beginnen.

Zu meinen Versuchen bediente ich mich des auch als Gaskammer benutzten beschriebenen Apparats, welcher sich bei eingehender Prüfung als vollkommen luftdicht erweist. Denn wenn man ihn bis zu einem bestimmten, aber beliebigen Quecksilberdruck evacuirte, hierauf den zur Luftpumpe führenden Kammerhahn abschloss und den Apparat nun 1 bis 2 Tage ruhig stehen liess, hierauf wieder in die Leitung einschaltete, bei geschlossenen Kammerhähnen bis zu dem frühern Barometerstand evacuirte und nun den mit der Luftpumpe in Verbindung stehenden Hahn öffnete, fiel die Quecksilbersäule des Barometers nicht. Zum Evacuiren benutzte ich die gewöhnliche Wasserluftpumpe.

Wurden die *Paramecium* in vorher ausgekochtem Wasser in die Gaskammer gebracht und nun evacuirt bis zu 1—2 cm Hg-Druck, hierauf der Kammerhahn geschlossen und der Apparat zur Untersuchung unter das Mikroskop gebracht, so schiessen die Thiere in den ersten 30—35 Min. sehr rasch und unruhig in dem Tropfen umher. Nach weitem 5—8 Min. werden die Bewegungen ruckweise: die Thiere liegen plötzlich still, schnellen dann wieder eine kurze Strecke weit vor und so fort. An mitunter längere Zeit still liegendem *Paramecium* ergaben wiederholt angestellte Zählungen als Frequenz der contractilen Vacuole bei normalem diastolischem Volum eine Beschleunigung des Rhythmus:

vordere Vacuole 8, 8, 8, 7, 8, 7, 7 Sec.,

hintere Vacuole 7, 7, 8, 7, 7, 8, 7 Sec.

Nach weitem 10—12 Min. verfallen die Thiere theilweise in Drehbewegungen, jedoch sind diese nie so ausgiebig wie bei Alkalienwirkung. 2—3 Min. später hörte die Locomotion vollständig auf. Die Thiere beginnen am Vorderende aufzuquellen, das Peristom ist vorgewölbt, die Trichocysten werden grössten Theils ausgeworfen. Die Schlundcilien flimmern lebhaft, die des oberflächlichen Wimperapparats stehen

bald vereinzelt, bald in grössern Complexen intermittirend still. Erneute Zählungen der Frequenz der contractilen Vacuolen ergaben nunmehr eine bedeutende Verlangsamung unter gleichzeitiger Vergrösserung des diastolischen Volums:

vordere Vacuolen 81, 85, 90 Sec.,  
hintere Vacuolen 84, 87, 88 Sec.

Inzwischen hat die Anschwellung zugenommen, das Vorderende ist blasig aufgetrieben. Vereinzelt treten Inter-alveolartropfen auf. Die Cilien haben ihre Thätigkeit eingestellt. Sofort nach der zuletzt aufgezeichneten Entleerung der contractilen Vacuole hebt sich bei manchen Thieren der Alveolarsaum mit den noch nicht ausgeworfenen Trichocysten ab. Letztere schleudern nach einiger Zeit ihre Fäden aus. Fortwährend treten neue Inter-alveolartropfen am Rande hervor, andere gehen durch Platzen zu Grunde. Das Plasma verhält sich genau wie bei Einwirkung von H-Gas. Auch hier ist das Hinterende viel widerstandsfähiger, indem es nicht verquillt. Nach  $1\frac{1}{2}$ —2 Std. waren alle Thiere zerflossen. Individuelle Inconstanzen und die Schwierigkeit, stets genau gleiche Versuchsbedingungen herzustellen, treten auch hier hervor. Die nach jedem Versuch angestellte Controle ergab unveränderte Höhe des Luftdrucks.

In ihren Erfolgen lassen diese Versuche im physikalischen Vacuum eine zweifelloste Uebereinstimmung mit jenen in H-Gas und chemischen O-Vacuum durch Eisenwirkung erkennen. Nichts desto weniger scheint es mir, namentlich im Vergleich mit den Resultaten CLARK's bei einer so viel bedeutendern Erniedrigung des Luftdrucks, fraglich, ob die im physikalischen Vacuum erhaltenen Resultate allein auf Rechnung einer Herabsetzung der Partiärpressung des O und schliesslich eintretenden O-Mangel geschrieben werden dürfen. Gerade der Umstand, dass die Thiere bei nahezu völligem Vacuum sofort zu zerfliessen beginnen, um bei nur minimaler Steigerung des Luftdrucks die Auflösung momentan zu sistiren und wieder bewegungsfähig zu werden, macht die Annahme einer ausschliesslich O-entziehenden Wirkung des Vacuums schwer möglich. Diese Erscheinung scheint mir auf einen direct verderblichen Einfluss der starken Druckerniedrigung hinzuweisen, deren Wirkung vielleicht in einer Verringerung der Differenz zwischen intracellulären und dem im umgebenden Medium herrschenden Druck zu Gunsten des erstern, d. h. der Diffusion beruhen mag, wie Aehnliches schon KÜHNE (37) für seine Tradescantia- und Nitellazellen angenommen hat. Die im Anfang der Evacuirung beobachtete Beschleunigung der contractilen Vacuole halte ich für eine directe Wirkung der Druck-

erniedrigung, da sie sonst nie bemerkt werden konnte. Ob allerdings bei der relativ mässigen Erniedrigung des partiären O-Drucks in meinen Versuchen ein derartig schädigender Einfluss des Auspumpens in erheblichem Maasse in Betracht kommt, muss erst durch weitere Versuche ermittelt werden. — Die später sich einstellende Verlangsamung und Dilatation der contractilen Vacuole ist eine Folge der inzwischen eingetretenen Quellung.

Leider wurde es versäumt, auch den Einfluss hoher O-Pressung zu untersuchen. Die auf botanischem Gebiete hierüber vorliegenden Versuche von BERT (2) und JENTYS (33), und die von LEHMANN (38) an animalischen Gewebezellen sowie die erwähnten von ENGELMANN haben übereinstimmend gezeigt, dass eine partiäre O-Pressung von wenig Atmosphären sehr ungünstig auf die Lebensfunctionen wirkt und noch weitere Steigerung in kurzer Zeit den Tod herbeiführt. BERT vergleicht die Wirkung hoher Sauerstoffpressungen direct mit der von Strychnin, was für Quellung spräche. Ueber die Ursachen der schädlichen Wirkung sind allerdings die Ansichten der Forscher sehr verschieden. Versuche an Protozoen könnten hier vielleicht ebenfalls zu näherer Erkenntniss führen.

## IX. Der galvanische Strom.

Schon die gelegentlichen Erfahrungen einiger Forscher<sup>1)</sup> am Ausgange des 18. und zu Beginn des 19. Jahrhunderts hatten gezeigt, dass die Infusorien unter Einwirkung des elektrischen Funkens sowohl als des galvanischen Stromes zerfliessen. Die Feststellung dieser Thatsache hatte ihnen genügt. Den Verlauf der Erscheinung hat keiner näher studirt. Dass die zerstörende Wirkung sich nur beim Oeffnen und Schliessen des Stroms bemerkbar machte, während der Dauer des Stroms aber keine auffallende Reaction eintritt, was schon EHRENBERG (25) richtig erkannt hatte, wurde von KÜHNE (34 *Vorticella*, *Opalina*, *Paramaecium*, *Dileptus*, *Trichoda* und *Kerona*), beiläufig auch von ROOD (57) bei Anwendung des inducirten und des constanten Stroms bestätigt. SCHWALBE (62) hatte dann den KÜHNE'schen analoge Versuche an *Paramaecium aurelia* bei Wirkung des Inductionsstroms angestellt und war zu demselben Resultat gekommen, ohne jedoch auf die Zerfliessungserscheinung einzugehen, die ihm nicht von dem bei Druck statthabenden Zerfall verschieden erschien. Aehnliches beobachtete WRZESNIOWSKI (72) bei *Paramaecium*. Die Abrundung des Körpers fasste er als eine active Contractionserscheinung auf. ROSSBACH (58) hat dann 1872 gezeigt, dass an *Stylonychia* und *Euplotes* sowohl bei Schliessungsschlägen als intermittirenden Strömen sofort weitgehende Gestaltveränderungen (Wellung der Oberfläche, Anschwellung des Hinterendes) sich einstellen, die er, wie WRZESNIOWSKI, als active Contractionserscheinungen des Proto-

1) Vergl. hierüber BÜTSCHLI (10, p. 1819).

plasmas deutete. Auch hat er auf die für die Theorie der contractilen Vacuolen so wichtige Thatsache hingewiesen, dass sie weder durch Oeffnungs- noch durch Schliessungsschläge in ihrem Rhythmus gestört werden. Bei Anwendung „schwächerer“ Ströme (soll wohl stärkerer heissen!) stellten sich an *Stylonychia* Drehbewegungen ein, es „treten helle, wasserklare, runde Blasen aus dem Körper und lösen sich von ihm los“, und schliesslich erfolgt totale Auflösung. Die Zerfliessungserscheinung selbst berücksichtigte er nicht weiter. „Im Allgemeinen — sagt BÜTSCHLI (10, p. 1820) in seiner kritischen Besprechung dieser Resultate — scheinen schwächere Ströme auch Quellungserscheinungen hervorzurufen und ihre Wirkung daher den früher beschriebenen Vorgängen bei der Quellung analog zu verlaufen; es scheint deshalb auch nicht ganz sicher, ob die bei nicht contractilen Ciliaten bemerkten Gestaltsveränderungen nicht zum Theil auf Quellung zurückzuführen sind.“ Zu der Ansicht, dass der elektrische Strom verflüssigend auf das Protoplasma wirkt, war schon früher ENGELMANN (26) auf Grund elektrischer Reizversuche an Rhizopoden gekommen, deren kuglige Abrundung er damals nicht durch Contraction, sondern dadurch erklären zu können glaubte, dass das Protoplasma bei elektrischer Reizung „vorübergehend die mechanischen Eigenschaften einer Flüssigkeit annimmt“.

Da es sich nun darum handelte, die principiell wichtige Frage zu entscheiden, ob die bei Einwirkung des galvanischen Stroms eintretenden Gestaltveränderungen der nicht mit contractilen Elementen ausgestatteten Infusorien auf wirklicher activer Contraction des Protoplasmas beruhten, wie man bisher auch in nicht physiologischen Kreisen anzunehmen gewohnt war und auf Grund der zahlreichen, von VERWORN und seinem Schüler LUDLOFF (42) und PEARL (48) veröffentlichten Arbeiten erst recht annehmen zu müssen glaubte, oder ob es sich, wie ENGELMANN gelegentlich (26), BÜTSCHLI und in neuester Zeit auch CARLGREN (14) vermutheten, hierbei um einen einfachen Quellungs- resp. Verflüssigungsvorgang handelte, wie wir ihn bei Wirkung aller nicht als Gerinnungsmittel dienender Agentien bisher kennen gelernt haben, so schien es nicht ungerechtfertigt, die zahlreichen Versuche über den Einfluss des elektrischen Stroms auf ciliate Infusorien noch um einige weitere zu vermehren.

Als Stromquelle stand mir Anfangs nur eine Tauchbatterie von 6 grossen Chromsäure-Elementen zur Verfügung. Da diese Elemente jedoch einen sehr inconstanten Strom lieferten, so konnte ich mit denselben nur die galvanotropischen Bewegungen hervorbringen, ohne dass es mir gelungen wäre, die Thiere soweit zu schädigen, dass sie zerflossen. Mit grösster Liebenswürdigkeit wurde mir auf mein Ersuchen von Herrn Prof. EWALD vom Heidelberger Physiologischen Institut eine Batterie von 20 kleinen GROVE'schen Elementen zur Verfügung gestellt, welche einen sehr kräftigen und constanten Strom erzeugten. Für die Ueber-

lassung dieses Apparats spreche ich Herrn Prof. EWALD meinen besten Dank aus. Zur Verwendung kamen die DUBOIS-REYMOND'schen unpolarisierbaren Pinselelektroden, angebracht an beweglichen Stativen. Um den immerhin beträchtlichen Widerstand der Elektroden möglichst zu beseitigen, bestand die Leitung zur Batterie aus dickem Draht und die letzte Zuführung an die Elektroden aus einem Bündel feiner Kupferdrähte. An den beiden parallelen Kanten des Deckglases, an welchem der Strom in dem ausgebreiteten Tropfen eintreten sollte, waren kleine Leisten aus gebranntem Ton angelegt, um eine möglichst grosse Oberfläche für den Eintritt des Stroms zu erhalten. Sie wurden vor jedem Versuch mit physiologischer NaCl-Lösung getränkt, ebenso die Pinsel der Elektroden, welche ihnen auflagen. In den Stromkreis war ein Quecksilberschlüssel, der zugleich als Stromwender functionirte, eingeschaltet.

Die kathodisch-galvanotropischen Bewegungserscheinungen von *Paramecium aurelia*, wie sie zuerst von VERWORN (63, 64) bei Schliessung des Stroms beobachtet und ausführlich beschrieben, dann von LUDLOFF (42) und zuletzt von CARLGREN (14) und PEARL (48) bestätigt wurden, sah ich stets mit wunderbarer Exactheit eintreten. Nach meinen Erfahrungen schwimmen die Thiere unter den typischen Drehbewegungen in einer Doppelschraubenlinie mit Anfangs relativ grosser Höhe der Schraubengänge auf die Kathode zu. Ebenso kann ich die von LUDLOFF erwiesene Thatsache, dass die Cilien eines mit seiner Längsaxe in der Stromrichtung stehenden und mit seinem Vorderende der Kathode zugewandten Thiers (Fig. 49) eine ganz bestimmt nach beiden Polen gerichtete Einstellung erfahren, indem von der Mitte des Körpers aus die Cilien des Vorderendes der Kathode, die des Hinterendes der Anode zugewandt sind, nur bestätigen. Aber was berechtigt LUDLOFF und VERWORN, diese auffallende Erscheinung einer anodisch-contractorischen und kathodisch-expansorischen Erregung zuzuschreiben? LUDLOFF gibt uns keinen Grund hierfür an; er schreibt nur (p. 545): „Die Thätigkeit der Wimpern besteht in einem Hin- und Herschwingen zwischen zwei extremen Lagen, also in einem Wechsel von zwei Schwingungen, die in entgegengesetzter Richtung erfolgen. Nennen wir die nach hinten erfolgende Schwingung die contractorische, so können wir die umgekehrt nach vorn erfolgende als eine expansorische bezeichnen.“ Auch VERWORN gibt in seiner 3. Mittheilung (65), in welcher er die Resultate LUDLOFF's ausführlich reproducirt, ohne etwas Neues hinzuzufügen, nicht an, weshalb er dieser Annahme seines Schülers sich bedingungslos anschliesst. Erst in der 4. Mittheilung (65), in der er sich gegen die Entgegnung von LOEB u. MAXWELL (41) zu rechtfertigen versucht, erfahren wir den Grund für die früher gemachte

Annahme einer anodisch-contractorischen und kathodisch-expansorischen Wimpererregung des axial eingestellten Thiers, indem er sagt: „Das Verhalten der Wimpern zeigt ohne weiteres, dass es bei der galvanotropischen Axeneinstellung nicht auf die directe Erregung der Wimpern, sondern auf ihre Beeinflussung vom Zellkörper aus ankommt.“ Weil er die anodische Zipfelbildung des Paramäciums bei Schliessung des Stroms als eine Contractionserscheinung auffasst, was er schon früher (65, III, p. 440) ausdrücklich erklärt hatte, und die Anschwellung des kathodischen Vorderpols für eine „expansorische“ Erregung hält, wovon er früher niemals gesprochen, was er aber für *Rhizoplasma kaiseri* VERW. wahrscheinlich zu machen versuchte und für *Amoeba proteus* (65, IV) bestimmt angiebt, — deshalb sind auch die Wimpern an der Kathodenhälfte expansorisch, an der Anode contractorisch erregt. Also ein Analogieschluss mit den Sarkodinen.

Betrachtet man die Wimpern eines axial eingestellten Thiers bei ihrer Thätigkeit während der Wirkung des constanten Stroms, was natürlich nur geschehen kann, wenn das Infusor etwa durch leichten Druck festgelegt ist oder in der von JENSEN (32a) empfohlenen Kirschgummigallerte untersucht wird, so findet man, abgesehen von der Richtung, in welcher die Cilien schlagen, auch nicht den geringsten Unterschied in der Schnelligkeit auf einander folgender Schläge der Wimpern an der anodischen und kathodischen Körperhälfte. Ihre Energie ist ganz genau dieselbe und im Moment des Schliessens gesteigert an beiden Polen. Von einer die senkrechte Stellung zur Oberfläche fast nie erreichenden, selten überschreitenden Erhebungslage, in welcher die Cilien mit der durch ihre Basis gezogenen Körper-tangente am kathodischen Vorderende einen nach der Kathode offenen, am anodischen Hinterende einen nach der Anode offenen, spitzen Winkel bilden, erfolgt ein heftiger Schlag nach dem kathodischen resp. anodischen Körperpol zu. Sie scheinen sich dabei dem Körper vollkommen anzulegen, was namentlich im Momente der Schliessung besonders deutlich hervortritt. Von hier aus erfolgt ein langsamerer Rückschlag, oft unter intermittirenden Zuckungen, wobei es scheint, als ob die Cilien gegen einen grossen Widerstand anzukämpfen hätten. Sofort bei Oeffnung des Stroms beginnen alle Cilien nach einigen directionslosen Schlägen wieder in normaler Weise zu schlagen, d. h. die Wimpern am kathodischen Vorderende, welche während der Dauer des Stroms der Bewegungsrichtung nach vorn entgegen wirkten, deren Hauptschlag nach vorn ging, wechseln beim Oeffnen des Stroms ihre Schlagrichtung,

indem der Hauptschlag nunmehr in Uebereinstimmung mit den anodischen Hinterpolwimpern nach hinten ausgeführt wird. Die bedeutend grössere Energie des Hauptschlags im Vergleich zum Rückschlag kann man sehr schön verfolgen, wenn man dem Wassertropfen fein geriebene Tusche beimengt, an den Wirbelbewegungen der Tusche-partikelchen im umgebenden Medium (Fig. 49). Wäre der Rückschlag ebenso kräftig als der Hauptschlag, so müssten suspendirte Körper, welche in den Wirkungskreis der Cilien gerathen, regellos hin und her geworfen werden. Dies ist jedoch nicht der Fall. Sie kreisen vielmehr in regelmässigen und kräftig strudelnden Wirbeln umher, deren Richtung mit der Hauptschlagsrichtung der Cilien zusammenfällt. An Exemplaren, welche in Folge eingetretener Quellung schon bedeutende Gestaltveränderungen erfahren hatten und nun ebenfalls durch Druck festgelegt wurden, konnte ich dagegen constatiren, dass bei derselben Stromrichtung und axialen Einstellung die Wirbelbewegungen nach längerer Wirkung des constanten Stroms an beiden Polen oder auch nur an einem von beiden zuerst unregelmässig zu werden anfangen, dann sogar in die entgegengesetzten übergingen, somit offenbar der Rückschlag den Hauptschlag an Energie übertraf. Durch rasches zweimaliges Wenden des Stroms, der dann wieder seine frühere Richtung hatte, konnten diese allmählich eingetretenen Unregelmässigkeiten wieder beseitigt werden, stellten sich jedoch nach einiger Zeit wieder her. Im Moment des Stromschlusses oder Wendens wird auch dann noch eine momentane Steigerung des motorischen Effects des Wimperschlags hervorgebracht, wenn sie ihre Thätigkeit schon einzustellen beginnen, aber sie erstreckt sich in gleicher Weise auf die kathodischen und anodischen Cilien. Hat man ein axial eingestelltes und mit dem Vorderende der Kathode zugekehrtes *Paramecium* durch Druck festgelegt, so dass es sich nicht bewegen kann, und wendet nun den Strom, so nehmen die Cilien eine Stellung an, wie ich sie Fig. 50 wiedergegeben habe. Alle Cilien schlagen nunmehr nach der Mitte des Körpers, es haben also die an der vordern, nunmehr anodischen Körperhälfte festsitzenden Cilien ihren nach der Kathode gerichteten motorischen Effect beibehalten, ebenso wie die Wimpern der hintern, nunmehr kathodischen Körperhälfte ihren nach der Anode gerichteten Effect. Genau so werden sich wahrscheinlich für einen Moment die Cilien einstellen, wenn ein zur Kathode schwimmendes Exemplar plötzlich vom gewendeten Strom überrascht wird.

Wie nach rein mechanischen Gesetzen ein solches Wimperspiel mit gerade entgegengesetzten motorischen Effecten an den beiden Polhälften

ein Fortschreiten des Thiers nach der Kathode hin zur Folge haben soll, können wir uns nicht vorstellen, wenn wir nicht mit LUDLOFF (549) „eine Differenz zwischen dem motorischen Effect der Wimpern der einen und dem der andern Seite annehmen wollen und es zu einem Kampf zwischen dem entgegengesetzten motorischen Effect beider Körperpole“ kommen lassen, in dem immer der stärkste, d. h. der „anodisch-contractorische“ siegen würde. Freilich muss ein Versuch, die Axeneinstellung und den Drehungsmechanismus von *Paramecium* rein aus den beobachteten Alterationen des Wimperspiels zu erklären, unter vollständigem Verzicht auf die wohl bekannte katarphorische Wirkung des elektrischen Stroms, nothwendig eine Differenz in der Stärke des Effects der anodischen und kathodischen Wimpern annehmen, allein die Beobachtung rechtfertigt keineswegs die postulierte Voraussetzung. Der vorgeschriebene Rahmen der Arbeit gestattet mir nicht, näher auf diese Fragen einzugehen.

Wenn wir nun zu den Gestaltveränderungen übergehen, welche die Paramäcien bei Wirkung des constanten Stroms je nach dessen Stärke, aber auch individuell früher oder später erfahren, so soll nach LUDLOFF und VERWORN im Moment der Schliessung eine „ruckartige Verkürzung des ganzen Zellkörpers“ eintreten „und das an und für sich schon etwas spitzere Hinterende sich zusammenschnüren, wobei alles körnige Protoplasma allmählich aus demselben nach vorn verdrängt wird, so dass das anodische Ende alsbald wie ein hyaliner Zipfel erscheint“. Ich habe mich vergeblich bemüht, durch Messung eine Verkürzung des im Schliessungsmoment zusammenzuckenden Körpers festzustellen, wenn ich die Thiere in eine gelatinirte Kirschgummilösung setzte, in der sie eben festlagen.

Dass dieses Ausbleiben einer „Contraction“ nicht die Folge eventueller ungenügender Leitungsfähigkeit der Gummigallerten ist, ergab sich daraus, dass die übrigen Reizerscheinungen in Gummi ebenso prompt eintraten wie im Wasser.

Die durch den constanten Strom hervorgebrachte Wirkung ist auch recht verschieden auf die einzelnen Individuen. Wenn man durch erstmalige Schliessung alle Thiere an der Kathode versammelt hat und dann wendet, so findet man stets Paramäcien, welche an der Wanderung zur neuen Kathode nicht mehr Theil nehmen. In mehr oder minder raschen Drehbewegungen, die keine oder nur minimale Locomotion hervorbringen, wälzen sie sich im Bereich der Anode umher, bald mit dem spitzen Hinterende gegen sie vorschwimmend oder auf die Kathode zusteuern, bald auch langsam gegen letztere fortschreitend, mit

dem kolossal angeschwollenen Vorderende voran. Bald stellen sich typische Drehbewegungen ein wie bei Alkaliwirkung. Andere Individuen liegen beliebig quer oder schräg zur Stromrichtung und reagieren überhaupt auf keine Aenderung der letztern mehr.

Ebenso verschieden wie die Reaction auf den Strom sind die Gestaltveränderungen. Noch lebensfrische, axial eingestellte Thiere zeigen das von LUDLOFF beschriebene Aussehen: ein zipfelartiges, anodisches Hinterende und einen angeschwollenen kathodischen Vorderleib, der seine maximale Anschwellung bei nicht zu starken Strömen (15 kleine Grove) im Beginn der Reizung und Gestaltdeformation vor dem anodischen Zipfel hat (Fig. 49). Energischer gequollene Thiere dagegen zeigen ganz dieselbe gedrungene birn- oder plump keulenförmige Gestalt wie die mit Alkalien oder O-entziehenden Mitteln behandelten (Fig. 51). Es brauchen auf diesen Stadien noch keine Inter-alveolartropfen, die „hyalinen Blasen“ LUDLOFF's und VERWORN's, aufgetreten zu sein, jedoch lassen sie gewöhnlich nicht mehr lange auf sich warten.

Wenn VERWORN (65, III) auf die ganz richtige Beobachtung von LOEB u. HARDESTY, dass auch bei O-Entziehung dieselben Veränderungen sich einstellen, weshalb die genannten Forscher sie nicht allein auf Rechnung polarer Stromeswirkung setzen zu dürfen glauben, entgegnet, dass er allerdings „gelegentlich bei thermischer und chemischer Reizung“ gesehen habe, „dass die Paramäcien sich in Folge der Reizwirkung contrahiren“ — wovon ich nie etwas bemerken konnte — „und dass dabei unter Bildung von hyalinen Blasen auf der ganzen Körperoberfläche das Hinterende eine kurze zipfelförmige Gestalt annimmt“, dass aber die Bilder „ganz verschieden“ seien von jenen bei Reizung mit starken galvanischen Strömen, welche letztere sich „vor allem“ durch „ihre ausserordentliche Regelmässigkeit und Gleichmässigkeit“ auszeichneten, so kann ich darauf nur erwidern, dass nach meinen ebenfalls sehr ausgedehnten Erfahrungen die bei galvanischer Reizung mit starken Strömen (20 Grove) erhaltenen Bilder ganz dieselben wie für O-entziehende und quellende chemische Mittel sind und ebenso regelmässig und gleichmässig auftreten wie diese. Worauf meiner Ansicht nach die bei Anwendung schwächerer Ströme (15 Grove) deutliche Verstärkung der anodischen Zipfelbildung des Hinterendes beruht, werde ich später erörtern.

Das Zerfliessen der Thiere erfolgt ganz genau in derselben Weise wie bei Behandlung mit quellenden Mitteln, so dass ich auf eine genauere Schilderung verzichten kann. Ich hebe nur hervor, dass auf der die zahlreichen, homogenen Inter-alveolartropfen nach aussen begrenzenden, verflüssigten Pellicula auch hier lebhaft schlagende Cilien sitzen, die genau wie bei den durch Druck erhaltenen Tropfen auf ihr

hin- und herwandern, jedoch die galvanotropisch-polare Einstellung, wie wir sie am normalen Thier finden, nicht mehr zeigen. Das überall aus den zahlreichen Rissbildungen des Alveolarsaums hervorquellende Protoplasma wird in den randlichen Schichten verflüssigt und aufgelöst, in den centralen Theilen gerinnt es. Der anodische Zipfel wird nicht zerstört; er ist ohne Formveränderung nach dem Stillstand der auf ihm sitzenden Cilien geronnen. Die ausgebreitete Masse des gestaltlosen Protoplasmas schiebt sich langsam gegen die Anode vor und über den anodischen Zipfel hinweg, da, wo sie noch vom Alveolarsaum umschlossen, letztern bruchsackartig vor sich herstülpend.

Ich halte diese allgemein auftretende Erscheinung für den Ausdruck des JÜRGENSEN'schen Phänomens, wie man sich durch Wenden des Stroms leicht überzeugen kann, wobei kleine isolirte Plasmaschollen, namentlich aber die frei gewordenen Granula, nachdem sie einige Secunden in der Richtung gegen die frühere Anode fortschritten, sich von neuem auf die neue Anode wenden, also die anaphorische Wirkung des Stroms zum Ausdruck bringen.

Gleichgültig, welche Lage das Thier zur Stromrichtung hat, stets werden die Trichocysten an der der Anode zugewandten Körperseite bei Stromschluss ausgeworfen, wie LUDLOFF richtig erkannt hat. Keineswegs habe ich jedoch eine derartig locale Beschränkung als Regel gefunden wie LUDLOFF, sondern sie konnten zu gleicher Zeit ebenso oft vom ganzen Körper ausgeschleudert werden. Das Abschleudern dieser Gebilde „als charakteristisches Zeichen contractorischer Erregung“ mit LUDLOFF aufzufassen, liegt kein Grund vor nach allem, was wir früher bei den verschiedensten Reizqualitäten erfuhren.

Ueber das Verhalten der contractilen Vacuolen liegen bisher keine Angaben vor, ausser der (S. 398) citirten Beobachtung ROSSBACH's, die ich bestätigen kann. Ich konnte weiter constatiren, dass mit dem Auftreten der Körperquellung auch eine bedeutende Verlangsamung der Vacuolenfrequenz, unter anfänglicher Beibehaltung, späterer Vergrößerung ihres diastolischen Volums, verbunden ist; dass ferner die vordere oder kathodische Vacuole ihre Thätigkeit viel später einstellt als die anodische hintere, falls die am Hinterende auftretende Zipfelbildung sich bis zum Bereich der contractilen Vacuolen erstreckt oder über denselben hinaus, was allerdings selten beobachtet wird. Folgende Messungen mögen die Abnahme der Frequenz belegen:

vordere Vacuole	28, 22, 25, 30, 25, 45, 32, 34, 30, 32, 30, 34, 30, 30, 17, 35, 28, 30, 30, 33 Sec.,
hintere Vacuole	38, 68, 42, 60, 58, 54, 55 Sec.

*Stentor polymorphus* und *coeruleus* sind ebenso kathodisch-galvanotropisch, was schon VERWORN (64, p. 120) angiebt. Im Moment des Stromschlusses erfolgt eine heftige Contraction der Myoneme, worauf sich der Stentor langsam streckt und im Zustand partieller Contraction auf die Kathode zuschwimmt, sich ab und zu noch einmal zusammenziehend. Ich habe beiläufig auch hier den Einfluss des Stromes auf die Stellung der Cilien untersucht und dabei denselben richtenden Effect gefunden wie bei *Paramaecium*. Der kräftige Ausschlag der Membranellen, der das ganze Peristomfeld umsäumenden adoralen Zone und der Cilien des vordern Körperdrittels erfolgt bei axialer Einstellung des Thiers nach der Kathode hin. Die Membranellen schlagen in Folge dessen einwärts gegen die Fläche des Peristoms, die Cilien des anodischen Körpertheils schlagen nach hinten, wirken also den andern entgegen, aber im Sinne der normalen Bewegung. Bei Stromwendung erfolgt wieder eine heftige Contraction, der Hauptschlag der Membranellen und Cilien am Vorderende richtet sich sofort nach der neuen Kathode; die Membranellen schlagen also nunmehr nach aussen gegen die Oberfläche des Thiers und hinten, also medianwärts, ebenso die Cilien der hintern beiden Körperdritteln nach der nunmehrigen Anode, also ebenfalls medianwärts. Der mechanische Effect ist wie bei *Paramaecium* eine langsame Drehung des Körpers durch die zur Stromrichtung senkrechte Lage in jene Stellung, in welcher die Längsaxe des Thiers mit der Richtung des positiven Stroms zusammenfällt. Es tritt hier die früher schon von KÜHNE beobachtete Thatsache hervor, dass schliesslich die Stentoren, welche Anfangs auf jede Schliessung des Stroms durch eine energische Contraction reagirten, bei raschem Stromwechsel in eine Art Tetanus der Myoneme verfallen; erst wenn man ihnen durch Unterbrechung des Stroms einige Zeit zur Erholung gönnt, beginnen sie wieder bei Stromschluss sich zu contrahiren.

Wie lange man auch den Strom mag einwirken lassen, es kommt bei *Stentor* nie zu einer anodischen Zipfelbildung; im Gegentheil kugeln sich die Thiere immer mehr ab unter starker Aufquellung und Vacuolisation des Protoplasmas, wie bei Einwirkung quellender Agentien, und zerfliessen unter ganz denselben Erscheinungen. Der Zerfall kann an jedem der beiden Pole zuerst auftreten, jedoch scheint die Anode bevorzugt zu sein. Am System der contractilen Vacuolen treten ganz dieselben Veränderungen auf wie bei Druck oder O-Entziehung durch Umbildung der zuführenden Canäle zu selbständigen Vacuolen.

Die galvanotropischen Bewegungserscheinungen von *Spirostomum*

*ambiguum* hat VERWORN (65, III) studirt. Nach meinen beiläufig über die richtende Wirkung des Stroms auf die Cilienthätigkeit gemachten Beobachtungen scheint mir VERWORN's „transversaler Galvanotropismus“ dieser Form nichts weiter zu sein als eine von der Grösse und ausserordentlichen Biagsamkeit dieses Infusors abhängige Function. Ich konnte nämlich feststellen, dass, wenn man ein mit seiner Längsaxe in der Stromrichtung orientirtes Thier durch Wirkung eines starken Stroms auf *Paramaecium*-Grösse einschmelzen lässt, ihm hier auf einige Zeit Erholung gönnt und nun die richtende Wirkung des Stroms untersucht, es sich genau wie jedes *Paramaecium* als kathodisch-galvanotropisch erweist. Steht es senkrecht zur Richtung des Stroms, das Vorderende links von der positiv-negativen Stromrichtung, so erfolgt der kräftige Ausschlag (Hauptschlag) der Cilien auf der ganzen Anodenseite nach dem Hinterende, auf der ganzen Kathodenseite nach dem Vorderende zu (Fig. 52a). Hält man das Thier durch schwachen Druck in dieser Lage fest und wendet den Strom, so erfolgt ein Umschlag der Wimpern nach der entgegengesetzten Richtung (Fig. 52b). Lässt man einem derartig verkürzten Thier seine freie Locomotion, so schwimmt es, axial eingestellt, auf die Kathode zu, wobei sich dieselbe polare Wimpereinstellung ergibt wie bei *Paramaecium* (Fig. 53). Ebenso hat Wenden des Stroms denselben Effect wie bei *Paramaecium*. VERWORN's Angabe, dass der Zerfall am Eintrittsende des Stroms eher und leichter einsetzt als am Austrittsende, kann ich bestätigen. Das Thier zerfliesst, wie bei Druck, unter vollständiger Verflüssigung und Auflösung des Plasmas, das eine structurlose Masse gallertiger Consistenz zurücklässt. Im Moment des Stromschlusses findet ein energisches Zerplatzen der randlichen Waben statt, dasselbe wird jedoch sofort sistirt, und mit der Dauer des Stroms nimmt die Geschwindigkeit der Zerstörung ab, was schon VERWORN constatirte. Von „körnigem Zerfall“ im Sinne VERWORN's ist hier ebenso wenig die Rede wie bei den seither betrachteten und noch zu erwähnenden Formen. Was an Körnchen vorhanden ist, sind nur die früher schon beschriebenen, im Plasma suspendirten Granula und Excretkörner, die überall in heftiger Molecularbewegung umherwimmeln.

Dass das Protoplasma dieser Form unter dem Einfluss des constanten Stroms recht viel Wasser aufnimmt, ebenso wie seine Pellicula und der Alveolarsaum, kann man an den eben erwähnten Theilstücken von *Spirostomum* schön verfolgen, wenn man einen Strom von 15 Grove genügend lange einwirken lässt. Solche walzenförmige Stücke

kugeln sich schliesslich vollständig ab, werden durch und durch stark vacuolär, bis sie zuletzt einfach auslaufen und sich auflösen. Während sonst die bei Stromschluss an beiden Polen einsetzende Zerstörung durch das Oeffnen des Stroms sofort wieder sistirt werden kann, hält hier nichts mehr den Zerfall auf.

Bei *Stylonychia mytilus*, *St. pustulata* und *Oxytricha fallax*, welche sich als kathodisch-galvanotropisch erwiesen, wurde die polare Wirkung des Stroms auf die Stellung der Cilien nicht näher untersucht. Nach beiläufigen Beobachtungen schienen aber principiell dieselben Beeinflussungen vorzuliegen, deren Studium aber wegen der zerstreuten Anordnung der einzelnen Bewegungsorganoide und der heftigen Zuckungen der Cirren erschwert wird. Bei Stromschluss schnellen die Thiere eine Strecke weit nach der Kathode vor, um sofort in die bekannten Drehbewegungen zu verfallen. Letztere sind relativ langsam; es sieht aus, als ob die Thiere gegen einen grossen Widerstand anzukämpfen hätten. Es tritt also zweifellos eine momentane Beschleunigung der Wimperthätigkeit ein. Aehnlich, aber nicht so energisch, wirkt Oeffnen des Stroms. Von jenen Veränderungen der geraden oder gleichförmig runden Oberflächencontouren, unter gleichzeitiger Verbreiterung des hintern, Verschmälerung des vordern Körperendes, wie sie ROSSBACH bei Schliessungsschlägen des Inductionsstroms beschreibt, konnte ich bei Schluss des constanten Stroms nichts bemerken, ebenso wenig von den „ruckweisen Contractionen“, von welchen er das Protoplasma erschüttert werden sah. Dagegen traten nach dem Aufhören der Drehbewegungen und der Locomotion (wobei jedoch die Cilienthätigkeit nicht sistirte) Gestaltveränderungen ein, die auf einer allmählich sich einstellenden oder schon vorhandenen Verflüssigung des Protoplasmas beruhten. Während das leichtflüssige Protoplasma in heftigen Strömungen hin und her und directionslos durch einander wogte, entstand plötzlich am anodischen Körperpol des mehr oder weniger abgekugelten Infusors ein Auflösungscentrum, gerade wie bei Druckwirkung, in welchem eine Unmenge Granula in lebhafter Molecularbewegung umhertanzten. Die BROWN'sche Bewegung der Körnchen war jedoch keineswegs ein unstätes Hin- und Hervibriren um eine Mittellage, sondern sie strömten mit dem im Bereich der Lösungszone gelegenen Protoplasma auf die Anode zu, die Pellicula bruchsackartig vor sich her wölbend. Das noch ungelöste Plasma grenzt sich durch eine deutliche, matte Linie, die an einander gereihten Wände der noch unzerstörten Waben des structurirten Protoplasmas, gegen die Zone ab. Immer weiter frisst die Grenze, welche das in-

tacte Leben vom Tod scheidet, medianwärts in den Zelleib hinein, um bei Unterbrechung oder Wenden des Stroms momentan still zu stehen. Beim Wenden strömt sofort die ganze verflüssigte Masse in entgegengesetzter Richtung der neuen Anode zu, was eine Verflachung der vorgewölbten Partie zur Folge hat, um bei abermaligem Wenden in der Richtung des negativen Stroms zurückzufließen. Sofort setzt auch die Verflüssigung wieder ein. Plötzlich reißt die Pellicula durch, löst sich momentan auf, und das gelöste Protoplasma strömt mit seinen Inhaltskörnchen, den losgelösten Cilien und zerfasernden Cirren auf die Anode zu. Bei Stromschluss in entgegengesetzter Richtung wird, unter Sistirung der Lösung an der nunmehrigen Kathode, dieselbe in ganz derselben Weise an dem neuen anodischen Körperende hervorgerufen, bis schliesslich von dem Infusor nur noch Kern, Granula und in Zerfaserung begriffene Cirren übrig sind, die man beliebig nach der Anode hin dirigiren kann. Ich habe das JÜRGENSEN'sche Phänomen sonst nie so schön gesehen. Myelinfiguren wurden nie beobachtet. Jedoch halte ich dies für einen Beobachtungsmangel, da sie bei *Kerona pediculus* deutlich hervortreten. Die Frequenz der contractilen Vacuolen, deren Normalfrequenz 7—9 Sec. beträgt, ist bei normalem diastolischen Volumen sehr unregelmässig und herabgesetzt:

Vac. 10, 7, 15, 10, 9, 16, 20, 16, 14, 19 Sec.

Dass der Verflüssigung des Protoplasmas thatsächlich eine Wasseraufnahme vorhergeht, zeigt *Kerona pediculus* sehr schön, indem ihr Plasma an der Aus- und Eintrittsstelle des Stroms, genau wie bei Druckwirkung, eine deutlich grob schaumige Structur annimmt. Die Lösung erfolgt in der früher geschilderten Weise und setzt am anodischen Pol stets früher ein als am kathodischen. Myelinfiguren wuchsen unter Wirkung des constanten Stroms am positiven Pol am Rande der Pellicula hervor, verschwanden jedoch beim Wenden des Stroms, ohne dass ich angeben könnte, auf welche Weise sie zu Grunde gingen. Sie scheinen gegen die Pellicula hin einzuschmelzen. Schickte man den Strom wieder in der frühern Richtung durch, so traten sie nicht mehr hervor.

*Opalina ranarum* zeigte, in physiologischer Kochsalzlösung untersucht, sehr ausgeprägt den von VERWORN (65, III) beschriebenen anodischen Galvanotropismus. Sie bewegt sich jedoch nur sehr langsam in einer recht complicirten, aber constanten Curve (Fig. 54) der Anode zu.

Wenn die Längsaxe des axial eingestellten Thieres durch die Strecke A—B wiedergegeben ist, das Vorderende A der Anode, das Hinter-

ende B der Kathode zugekehrt, so dreht sich das Thier unter Wälzen um seine Längsaxe oder auch ohne diese Rotation langsam — in oder gegen den Lauf des Uhrzeigers — nach der Kathode zu unter gleichzeitigem Fortschreiten in der Richtung der Längsaxe. Das Hinterende beschreibt somit eine Curve, welche wir erhalten, wenn man die Schnittpunkte der in jedem Punkt der Bahn an das Hinterende gelegten Tangenten mit einander verbindet. Da die fortschreitende Bewegung im Allgemeinen geringer ist als die drehende, so ist die vom Hinterende durchlaufene Curve enger und ihrem Charakter nach auch von der des Vorderendes verschieden. Sobald das Thier wieder die Stellung erreicht, in welcher seine Längsaxe mit der Richtung des negativen Stroms zusammenfällt, schwimmt es ein Stück weit direct auf die Anode zu, um dann wieder eine entsprechende Curve zu beschreiben.

Nie zeigt *Opalina* Spuren von Contraction. Mit den mir zur Verfügung stehenden Strömen gelang es mir nicht, an *Opalina* Zerfliessungserscheinungen hervorzurufen, wie sie VERWORN (65, III, p. 444) beschreibt. Stets gingen die Thiere ohne gestaltliche Deformationen nach längerer Einwirkung des constanten Stroms zu Grunde, bald am positiven, bald am negativen Pol, wo sie eben lagen. Dasselbe gilt für die lang gestreckte *Opalina dimidiata*. Bei axialer Einstellung war stets dieselbe Cilienstellung zu finden wie bei *Paramaecium* (Fig. 55).

Zur Erklärung der richtenden Wirkung des galvanischen Stroms und der an den betroffenen Zellen auftretenden Gestaltveränderungen, welche in enger Beziehung zu den galvanotropischen Bewegungserscheinungen zu stehen scheinen, haben die einzelnen Forscher recht verschiedene Ansichten aufgestellt und mancherlei bekannte, rein mechanische oder auch chemische Wirkungen des elektrischen Stroms herangezogen. Andere Forscher wieder erblicken in den elektrischen Reizerscheinungen der Zelle den Ausdruck einer nur für die lebendige Substanz charakteristischen Reaction, bedingt durch eine Förderung, resp. Störung gewisser unbekannter Stoffwechselproducte, die durch andere Reizqualitäten nicht in derselben Weise ausgelöst werden können.

HERMANN, der Entdecker des Galvanotropismus, ist der Ansicht, dass es bei den galvanotropischen Wirkungen des Stroms „nicht auf die äussere Kathode und Anode des Stroms ankommt, sondern auf die Aus- und Eintrittsstelle desselben an dem Protoplasma der wirksamen Gebilde“, auf die sogenannten „physiologischen Elektroden“. So zutreffend VERWORN (65, IV) diese Auffassung für in allen Theilen gleichartige Objecte hält, für ebenso unzulässig erachtet er sie für „den Infusorienkörper mit seinen zahlreichen Differenzirungen“. Weshalb dies so sein soll, ist eigentlich nicht einzusehen. Der Umstand, dass der Körper

aller betrachteten Infusorien durch den Strom in einen anodischen und kathodischen, manchmal grössern Abschnitt geteilt wird, deren zugehörige Wimpern sich zum zugewandten Pol in durchaus gleicher Weise verhalten, spricht sehr für die Berechtigung der HERMANN'schen Annahme, wenn wir nur als „Protoplasma“ das Infusor in seiner Totalität auffassen. Wenn allerdings LOEB u. MAXWELL (41) durch Uebertragung des HERMANN'schen Gedankens auf das einzelne Bewegungsorganoid, das in eine anelektrotonische und katelektrotonische Strecke geteilt werden soll, die galvanotropischen Bewegungserscheinungen zu erklären versuchten, so scheint mir dies eine zu weit gehende Homologisierung. Ihre rein theoretischen Auseinandersetzungen über diesen Punkt, denen thatsächliche Beobachtungen nicht zu Grunde liegen, hat VERWORN (65, IV) mit Recht zurückgewiesen, indem er sich auf das thatsächliche, geschilderte Verhalten der Wimpern beruft.

Weshalb ich mich jedoch auch der Ansicht LUDLOFF's und VERWORN's über den Mechanismus der Axeneinstellung nicht anzuschliessen vermag, habe ich schon S. 402 angedeutet. Mit CARLGREN, BIRUKOFF (5) — der Inductionsströme benutzte — und PEARL stimme ich vielmehr darin überein, dass unter Heranziehung der bekannten kathophorischen Wirkung des elektrischen Stroms und gleichzeitiger Berücksichtigung der Wimperstellung Axeneinstellung und Drehungsmechanismus leichter erklärt, wenn auch nicht vollständig verstanden werden können.

Wie gezeigt, konnte durch meine Versuche an *Paramecium* und den übrigen, nicht mit contractilen Elementen ausgestatteten Infusorien, nicht eine einzige Erscheinung ermittelt werden, welche für die Berechtigung der VERWORN- und LUDLOFF'schen Annahme einer contractorischen Erregung des Protoplasmas an der Eintrittsstelle und einer expansorischen Erregung an der Austrittsstelle des Stroms hätte sprechen können. Es konnte vielmehr festgestellt werden, dass die bei *Paramecium* stets an der Kathode beginnende Anschwellung, die sich von hier über den ganzen Zelleib, mit Ausnahme des anodischen Zipfels, erstreckt, sowie die von WREZESNIOWSKI (72) und ROSSBACH als Contractionserscheinungen gedeuteten Gestaltveränderungen wohl sicher nur auf einem — mit Verkürzung verbundenen — Abkuglungsstreben der länglich-schlauchförmigen Pellicula in Folge starker Wasseraufnahme in das Protoplasma beruhen. Nirgends findet ein körniger Zerfall statt, sondern die Thiere gehen unter den auch für eine Reihe anderer Reize charakteristischen Erscheinungen zu Grunde.

Nunmehr müssen wir noch die Frage nach der Entstehung des anodischen Körperzipfels und der damit verbundenen unverkennbaren Anschwellung des Protoplasmas in der unmittelbar davor liegenden Körperregion, wie sie am Anfang der Reizung vor dem Erscheinen der Inter-alveolartropfen stets auftritt, erörtern.

Es muss sofort auffallen, dass man bei keinem der übrigen untersuchten Infusorien eine ähnliche Erscheinung auch nur andeutungsweise beobachtet hat. Es ist weiterhin interessant und wichtig, dass CARLGRÉN (14) auch an todtten Individuen von *Paramaccium*, *Colpidium* und Amöben bei Anwendung hinreichend starker Ströme eine Einschrumpfung an der Anode und Hervorwölbung an der Kathode sich entwickeln sah. Gehen wir zurück bis 1861, so finden wir in der berühmt gewordenen Arbeit von P. DUBOIS-REYMOND (56), welche alle jene Versuche enthält, die die Einführung der unpolarisierbaren Elektroden veranlassten, dieselben Erscheinungen schon beobachtet an Cylindern von gesottenem — also geronnenem — Hühnereiweiss, von Leim, Knorpel, elastischem Gewebe etc. bei Verwendung unpolarisierbarer Pinselelektroden.

„Das Eintrittsende eines Eiweissprismas oder Cylinders“ — heisst es p. 468 — „findet man nahe der Grundfläche nach Art einer Rakete eingeschnürt, . . . gewürgt. Die Strecke von der Grundfläche bis zur Würgung fühlt sich sehr fest und derb, die Würgung selber hart an. Die Würgung erscheint zuerst nahe der Grundfläche als eine seichte Furche. In dem Maasse, wie der Strom länger einwirkt, wird sie tiefer und rückt weiter in der Richtung des Stroms fort. . . . Am Austrittsende macht sich eine leichte Anschwellung geltend.“

Weiter hat er beobachtet, dass flüssiges Eiweiss vom Eintrittsende des Stroms her eine zur Kathode weiter schreitende Gerinnung bei Wirkung des constanten Stroms erfährt.

Es musste wie eine lange ausgebliebene Erklärung der von DUBOIS-REYMOND beobachteten principiellen Uebereinstimmung an den scheinbar so verschiedenen organisirten und unorganisirten Körpern erscheinen, als BÜTSCHLI im Laufe des letzten Jahrzehnts bei den genannten colloidalen Körpern sowohl im geronnenen als im gallertigen Zustand einen wabigen Bau nachzuweisen vermochte, jene Structur, welche auch die lebendige Substanz der schon von DUBOIS geprüften Gewebeelemente und unsere Infusorien besitzen.

Freilich scheinen wir damit einer Lösung der Frage nicht näher getreten zu sein, indem obige Erscheinungen zwar als wesentlich charakteristisch für wabig structurirte Körper erkannt, aber damit noch nicht verstanden sind. — Weshalb tritt, wenn wir mit DUBOIS-REYMOND die anodische Zipfelbildung von *Paramaccium* und die damit verbundene Verdrängung des Enchylemas nach der Kathode, auf Rechnung der kataphorischen Wirkung des Stroms setzen, wie sie von WIEDEMANN überall da wahrscheinlich gemacht worden ist, wo der elektrische Strom in Capillaraggregate eingedrückte Elektrolyte an-

greift, dieser Unterschied zwischen Aus- und Eintrittsende des Stroms nicht auch an andern Infusorien hervor? Weshalb gerinnt das Plasma am anodischen Hinterende von *Paramaecium*, während bei den übrigen Infusorien das Plasma am Eintrittsende aufgelöst wird?

Ich glaube, diese Fragen beantworten zu können. Alle meine Versuche haben gezeigt, wie ausserordentlich leicht das Plasma von *Paramaecium*, *Colpidium* und einer Reihe anderer Infusorien mit pellicular dünnem, aber sehr resistentem Alveolarsaum gerinnt, im Gegensatz zu dem jener Infusorien, deren Plasma auch bei Wirkung des elektrischen Stroms verflüssigt und schliesslich gelöst wird. Wir waren dadurch gezwungen, eine andere chemische Constitution anzunehmen. Unter der Berücksichtigung der Thatsache, dass auch gelöstes Hühnereiweiss unter dem Einfluss des Stroms an der Anode gerinnt, können wir sehr wohl verstehen, dass das Plasma von *Paramaecium* im Gegensatz zu dem anders constituirten Plasma zahlreicher anderer Infusorien an der Eintrittsstelle des Stroms gerinnt. Damit wird die Frage nach der Ursache des hyalinen Aussehens und der durch Beobachtung festgestellten Gerinnung des Plasmas an der Anode auf die chemische Beschaffenheit zurückgeführt.

Als Ursache der Zipfelbildung und der andeutungsweise vorhandenen Würgung an der Anodenhälfte von *Paramaecium* betrachte ich die kathaphorische Wirkung des elektrischen Stromes. Dass sie unter den untersuchten Infusorien nur an *Paramaecium* erscheint, nach dem Tode auch bei *Colpidium* und *Amoeba*, wie CARLGREN angiebt, und meiner Ansicht nach überhaupt am geronnenen Zelleib jener walzenförmigen Infusorien, welche im Leben nichts davon erkennen lassen, ist meiner Ansicht nach nur eine Folge ihrer Begrenzung mit einer festern Hülle. Der Alveolarsaum des lebenden Paramäciums bietet schon die nöthige Resistenz, um die Erscheinung hervortreten zu lassen. Diese Ansicht wird durch die Beobachtung DUBOIS-REYMOND'S bestätigt, dass an flüssigem, in eine feste Glasröhre eingeschlossenem Eiweiss nichts von einer Würgung oder Einschnürung bemerkt werden kann.

Ob die hier versuchte Erklärung richtig ist, wird sich leicht feststellen lassen, wenn man einen in eine feste, aber dehnbare Membran eingeschlossenen künstlichen Schaum der Wirkung des elektrischen Stroms aussetzt. Ich zweifle nicht, dass sich dieselben Resultate wie bei *Paramaecium* ergeben werden<sup>1)</sup>.

1) Durch mündliche Mittheilung erfahre ich von Herrn Professor BÜTSCHLI, dass ganz ähnliche Versuche von ihm schon vor Jahren,

Auf eine durch kathaphorische Stromwirkung bedingte Schrumpfung deutet auch die unregelmässig höckrige bis fein gezähnte Beschaffenheit der Oberfläche des anodischen Endes der von VERWORN untersuchten Amöben hin, nicht auf eine Contraction. Ueberhaupt tritt ein solches Aussehen bei jeder kriechenden Bewegung an dem bei der Bewegung nach hinten gerichteten Körperende auf, worauf schon BÜTSCHLI (11, p. 201) aufmerksam gemacht hat.

Ob die bei Wirkung des Stroms sich einstellende Quellung des Protoplasmas nur eine Nekrobioseerscheinung des in seinem normalen Stoffwechsel gehemmten oder tödtlich geschädigten Infusors ist oder ob wirkliche Vergiftungserscheinungen in Folge einer elektrolytischen Zersetzung vorhandener chemischer Verbindungen dabei eine Rolle spielen, kann heute noch nicht entschieden werden. Es ist nicht ganz unwahrscheinlich, da bekanntlich Flüssigkeiten den Strom nur elektrolytisch leiten.

Fassen wir unter Berücksichtigung der S. 398 aufgeworfenen Frage die Ergebnisse dieser Versuche in aller Kürze zusammen, so können wir sagen: Die bei Einwirkung des galvanischen Stroms auftretenden Gestaltveränderungen des Infusorienkörpers beruhen nicht auf activer Contraction des Protoplasmas (VERWORN, LUDLOFF), sondern haben ihre Ursache in Quellungs- und Verflüssigungsvorgängen (BÜTSCHLI, CARLGREN), wie sie auch bei Wirkung aller nicht als spezifische Gerinnungsmittel wirkenden Agentien auftreten.

Zum Schluss ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. O. BÜTSCHLI, an dieser Stelle zu danken für die lebhafteste Theilnahme und mannigfache Anregung, welche eine Durchführung dieser Untersuchungen möglich machte, ebenso für die bereitwillige Ueberlassung und Neuanschaffung verschiedener Apparate. Auch Herrn Prof. Dr. A. SCHUBERG bin ich in mannigfacher Weise zu Dank verpflichtet, namentlich für seine Rathsschläge über Beschaffung des Materials und Instandhaltung der Culturen.

Heidelberg, im October 1900.

---

jedoch ohne Erfolg, angestellt wurden. Trotzdem werden erst neue Versuche mit günstigerem Material und geeigneterer Anordnung abzuwarten sein, ehe das letzte Wort hierüber gesprochen wird.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- 1) ALLMAN, G. R., On the occurrence in the infusories of peculiar organs resembling thread cells, in: Quart. J. micr. Sc., V. 3, 1885, p. 177 f.
- 2) BERT, C., La pression barométrique, in: CR. Acad. Paris, V. 73, 1817, p. 1—77 u. 433—620.
- 3) BERTHOLD, G., Studien über Protoplasmamechanik, Leipzig 1886.
- 4) BINZ, C., Ueber die Wirkung antiseptischer Stoffe auf Infusorien von Pflanzenjauche, in: Ctrbl. med. Wiss., Jg. 5, 1867, p. 305—308.
- 5) BIRUKOFF, B., Untersuchungen über Galvanotaxis, in: Arch. ges. Physiol., V. 77, 1899, p. 555—585.
- 6) BOKORNY, TH., Einige vergleichende Versuche über das Verhalten von Pflanzen und niedern Thieren gegen basische Stoffe, *ibid.*, V. 59, p. 557—562.
- 7) —, Toxikologische Notizen über Ortho- und Paraverbindungen, *ibid.* V. 64, p. 306—312.
- 8) —, Vergleichende Studien über die Giftwirkung verschiedener chemischer Substanzen bei Algen und Infusorien, *ibid.* V. 64, p. 212—306.
- 9) BRAUER, A., Bursaria truncatella, mit Berücksichtigung anderer Heterotrichen und Vorticellen, in: Jena. Z. Naturw., 1886, p. 489—519.
- 10) BÜTSCHLI, O., Protozoa, III. Infusoria, in: BRONN, Class. Ordn., V. 1, 1887—1889.
- 11) —, Untersuchungen über mikroskopische Schäume und das Protoplasma. Mit Atlas. Leipzig 1892.
- 12) —, Ueber den Bau quellbarer Körper und die Bedingungen der Quellung, in: Abh. Ges. Wiss. Göttingen, 1896.
- 13) —, Untersuchungen über Structures etc., nebst Atlas, Leipzig 1898.
- 14) CARLGREN, O., Ueber die Einwirkung des constanten galvanischen Stroms auf niedere Organismen, in: Arch. Anat. Physiol., 1899, Physiol., p. 49—76.
- 15) CHARPENTIER, A., Action de la cocaïne et d'autres alcaloïdes sur certains infusoires à chlorophylle, in: CR. Soc. Biol. Paris, V. 37, 1885, p. 183—184.

- 16) CLARKE, J. H., Ueber den Einfluss niederer Sauerstoffpressungen auf die Bewegungen des Protoplasmas (vorl. Mitth.), in: Ber. Deutsch. bot. Ges., V. 6, 1888.
- 17) COHN, F., Ueber die Cuticula der Infusorien, in: Z. wiss. Zool., V. 5, 1851, p. 420—429.
- 18) —, Neue Infusorien im Seeaquarium, *ibid.* V. 16, 1866, p. 253—302.
- 19) COHNHEIM, C., Vorlesungen über allgemeine Pathologie, 2. Aufl., Berlin 1882.
- 20) CONZEN, H., Experimentelle Untersuchungen über einige Ersatzmittel des Chinins, Inaug.-Diss., Bonn 1868.
- 21) DAVENPORT u. NEEL., Studies in morphogenesis. 5. On the acclimatization of organisms to poisonous chemical substances, in: Arch. Entw.-Mech., V. 2, p. 564—583.
- 22) DUJARDIN, F., Mémoire sur l'organisation des Infusoires, in: Ann. Sc. nat., V. 10, Zool., 1838, p. 230—315.
- 23) —, Histoire naturelle des Zoophytes, mit Atlas, Paris 1841.
- 24) EHRENBERG, CHR. G., Zusätze zur Erkenntniss grosser organischer Ausbildungen in den kleinsten thierischen Organismen, in: Abh. Akad. Wiss. 1835, Berlin 1837, p. 151—180.
- 25) —, Die Infusionsthierchen als vollkommene Organismen, ein Blick in das organische Leben der Natur, Leipzig 1838.
- 26) ENGELMANN, TH., Beiträge zur Physiologie des Protoplasmas, in: Arch. ges. Physiol., V. 2, 1869.
- 27) —, Ueber Licht- und Farbenperception niederster Organismen, *ibid.* V. 29, 1882, p. 387—400.
- 28) FABRE-DOMERGUE, P., Recherches anatomiques et physiologiques sur les infusoires, in: Ann. Sc. nat., V. 5, Zool., 1888, p. 1—144.
- 29) FUNCKE, R., Ueber das Verhalten der Heptylaminseifen gegen Wasser, Inaug.-Diss., Heidelberg 1900, 2 Taf.
- 30) GAD, J., u. HEYMANS, F., Ueber das Myelin und die myelinhaltigen und myelinlosen Nervenfasern, in: Arch. Anat. Physiol., 1890, Physiol., p. 530—550.
- 31) GRETHE, G., Ueber die Wirkung verschiedener Chininderivate auf Infusorien, in: Arch. klin. Med., V. 56, 1895, p. 189—202.
- 32) JENNINGS, H. S., Studies on reactions to the stimuli in unicellular organisms. Reactions in the ciliate Infusoria (*Paramecium*), in: Journ. Physiol., V. 21, 1895, p. 258—332.
- 33) JENTYS, ST., Ueber den Einfluss hoher Sauerstoffpressungen auf das Wachsthum der Pflanzen, in: Unters. bot. Inst. Tübingen, 1886, p. 419—465.
- 34) KÜHNE, W., Untersuchungen über Bewegungen und Veränderungen der contractilen Substanz, 1. u. 2. Mitth., in: Arch. Anat. Physiol., 1859.
- 35) —, Untersuchungen über das Protoplasma und die Contractilität, Leipzig 1864.
- 36) —, Ueber die Bedeutung des Sauerstoffs für die vitale Bewegung, 1. Mitth., in: Z. Biol., 1897, p. 43—67.

- 37) KÜHNE, W., Verhalten des Protoplasmas in Gegenwart von Chlorophyll, 2. Mitth., *ibid.* V. 36 (N. F., V. 18), 1898, p. 1—98.
- 38) LEHMANN, F., Die Wirkung hoher Sauerstoffdrucke auf thierische Gewebe, in: *Arch. ges. Physiol.*, V. 27.
- 39) LEHMANN, O., *Molecularphysik*, Leipzig 1888, Bd. 2.
- 40) LOEB, J., u. HARDESTY, J., Ueber Localisation der Athmung in der Zelle, in: *Arch. ges. Physiol.*, V. 61, 1895.
- 41) LOEB, J. u. MAXWELL, S. S., Zur Theorie des Galvanotropismus, *ibid.* V. 63, 1896, p. 121—145.
- 42) LUDLOFF, H., Untersuchungen über den Galvanotropismus, *ibid.* V. 59, 1895, p. 525—554.
- 43) MAGGI, L., La mielina nella diffluenza degli Infusori, in: *Rendic. Ist. Lomb. Sc. Lett.*, (2) V. 9, 1876, p. 508—514.
- 44) MAUPAS, E., Contribution à l'étude morphologique et anatomique des infusoires ciliés, in: *Arch. Zool. exp.*, V. 1, 1883, p. 427—664.
- 45) MÜLLER, O. F., *Animalcula infusoria fluviatilia et marina*, 1786.
- 46) NEUBAUR, C., Ueber Myelinformen, in: *Arch. Pathol.*, V. 36, 1866.
- 47) PANETH, J., Ueber das Verhalten von Infusorien gegen Wasserstoff-superoxyd, in: *Ctrbl. Physiol.*, V. 3, 1889, p. 377—380.
- 48) PEARL, R., Studies on electrotaxis. I. On the reactions of certain Infusoria to the electric current, in: *Amer. J. Physiol.*, V. 4, 1900, p. 96—123.
- 49) PFEFFER, W., Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen, in: *Unters. bot. Inst. Tübingen*, V. 2, 1887, p. 179—331.
- 50) DU PLESSIS, De l'action des substances médicamenteuses sur les infusoires, *Dissert.*, Lausanne 1863.
- 51) PROWAZEK, S., Ueber Vitalfärbung mit Neutralroth, in: *Biol. Ctrbl.* V. 17, 1897.
- 52) —, *Protozoenstudien*, Wien 1899. 1. *Bursaria truncatella* und ihre Conjugation, p. 1—30. 2. Beiträge zur Naturgeschichte der Hypotricken, p. 30—74.
- 53) PRZESMYCKI, M., Ueber die Zellkörnchen bei den Protozoen, in: *Biol. Ctrbl.*, V. 14, 1894, p. 620—626.
- 54) —, Ueber die intravitale Färbung des Kerns und Protoplasmas, *ibid.* V. 17, 1897, p. 321—347.
- 55) REINKE, J., u. RODEWALD, H., Studien über das Protoplasma, in: *Unters. bot. Inst. Göttingen*, Heft 2, 1881. I. Die chemische Zusammensetzung des Protoplasmas von *Aethalium septicum*, p. 1—70.
- 56) REYMOND, P. DUBOIS, Ueber Polarisation, in: *Monatsber. Akad. Wiss. Berlin*, 1861.
- 57) ROOD, O., On the *Paramecium aurelia*, in: *Amer. Journ.*, (2) V. 15, 1853, p. 70—72.
- 58) ROSSBACH, J., Die rhythmischen Bewegungserscheinungen der einfachsten Organismen und ihr Verhalten gegen physikal. Agentien und Arzneimittel, in: *Arb. zool. Inst. Würzburg*, V. 1—2, 1872, p. 9—72.

- 59) QUINCKE, G., Ueber periodische Ausbreitung von Flüssigkeitsoberflächen und dadurch hervorgerufene Bewegungserscheinungen, in: Ann. Phys. Chem., (N. F.) V. 35, 1888, p. 580—642.
- 60) SCHUBERG, A., Ueber den Bau der Bursaria truncatella mit besonderer Berücksichtigung der Protoplasmastructuren, in: Morph. Jahrb., V. 12, 1887, p. 333—365.
- 61) SCHÜRMEYER, BR., Ueber den Einfluss äusserer Agentien auf einzellige Wesen, in: Jena. Z. Naturw., V. 24, 1890, p. 402—470.
- 62) SCHWALBE, G., Ueber die contractilen Behälter der Infusorien, in: Arch. mikr. Anat., V. 62, 1866, p. 351—372.
- 63) VERWORN, M., Biologische Protistenstudien, in: Z. wiss. Zool., V. 29, 1888.
- 64) —, Psycho-physiologische Protistenstudien. Experimentelle Untersuchungen, Jena 1889.
- 65) —, Untersuchungen über die polare Erregung der lebendigen Substanz durch den constanten Strom, in: Arch. ges. Physiol. I. Die polare Erregung der Protisten durch den galvanischen Strom, V. 45, 1889; II. V. 46, 1889; III. V. 62, 1896, p. 415—450; IV. V. 65, 1896, p. 47—62.
- 66) —, Die Bewegung der lebendigen Substanz. Eine vergleichend-physiol. Untersuchung der Contractionserscheinungen, Jena 1892.
- 67) —, Allgemeine Physiologie, Jena 1895.
- 68) —, Der körnige Zerfall. Ein Beitrag zur Physiologie des Todes, in: Arch. ges. Physiol., V. 63, 1896, p. 253—272.
- 69) —, Zellphysiol. Studien am Rothen Meer, in: SB. Akad. Wiss. Berlin, phys.-math. Cl., V. 46, 1896, p. 1—12.
- 70) VIRCHOW, R., Ueber parenchymatöse Entzündung, in: Arch. Pathol., V. 4, 1852.
- 71) WIELER, A., Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs, in: Unters. bot. Inst. Tübingen, V. 1, 1883, p. 189—233.
- 72) WRZÉSNIOWSKI, A., Ein Beitrag zur Anatomie der Infusorien, in: Arch. mikr. Anat., V. 5, 1869, p. 25—49.
- 73) YASUDA, A., On the accommodation of some Infusoria to the solutions of certain substances in various concentrations, in: Annot. zool. Jap., Tokyo, V. 1, 1897, p. 23—29.
- 74) ZENKER, W., Beiträge zur Naturgeschichte der Infusorien, in: Arch. mikr. Anat., V. 2, 1866, p. 332—348.
- 75) ZIEGLER, E., Lehrbuch der allgemeinen und speciellen pathol. Anatomie u. Pathogenese, 5. Aufl., Jena 1887.

### Erklärung der Abbildungen.

Tafel 26 — 28.

<i>alv</i> Alveolarsaum	<i>n</i> Nucleus
<i>a. tr</i> ausgeschnellte Trichocysten	<i>n. v</i> Nahrungsvacuole
<i>c</i> Cilien	<i>p</i> Pellicula
<i>crpt</i> Corticalplasma	<i>sc. v</i> sekundäre contractile Vacuole
<i>c. v</i> contractile Vacuole	<i>tr</i> Trichocyste
<i>entp</i> Entoplasma	<i>v</i> Vacuole
<i>i</i> Interalveolartropfen	<i>z</i> zuführender Canal
<i>ia</i> innere Alveolarlamelle	

#### Tafel 26.

Fig. 1. Alveolarsaum und Trichocystenschicht von *Paramecium aurelia*, durch Behandlung mit 10proc. Aethylalkohol abgehoben. SEIBERT, 2 mm, Oc. 18, vergrößert gezeichnet.

Fig. 2. Durch Druck zum Zerfliessen gebrachtes *Par. aurelia*. Am Vorderende 2 Interalveolartropfen, im Begriff zusammenzuziessen. Cilien in Bewegung; cf. S. 278 ff.

Fig. 3. Bildung von 2 Interalveolartropfen *a* und *b* bei einem schwach gepressten *Par. aurelia* und Verhalten des Cortical- und Entoplasmas bei diesem Vorgang; cf. S. 278 ff. a) Erste Anlage der Tropfen. Im Entoplasma einige Waben in einander geplatzt. b) Volumzunahme beider Tropfen und Annäherung von *a* und *b*. Zerstörung des Corticalplasmas. Abhebung des Pelliculastreifens *p* und sein Eintritt in die Begrenzung der Tropfen. c) Die beiden Tropfen eben zusammengeflossen. d) Innere Alveolarlamelle durchgerissen. Das in Verflüssigung begriffene Cortical- und Entoplasma fliesst in den Tropfen hinein. Körnchen in Molecularbewegung.

Fig. 4. Entstehung eines Interalveolartropfens am abgehobenen Alveolarsaum eines mit 5proc. Aethylalkohol behandelten *Par. aurelia*. Obj. 2 mm, Oc. 18.

Fig. 5. Ursprünglich homogener Interalveolartropfen von *Par. aurelia*, schwach gepresstes Thier. In der Mitte eine dicht granulirte

Scholle ausgeflossenen und geronnenen Entoplasmas. Das übrige Wabenwerk durch Entmischung in der vorher vollkommen homogenen und hyalinen Tropfenflüssigkeit entstanden. Gestalt geschrumpft. Die Cilien stehen still.

Fig. 6. Oberflächenbild der Ansatzcurve eines Inter-alveolartropfens von *Par. aurelia*, behandelt mit 5proc. Aethylalkohol. Der helle Kreis ist die von der innern Alveolarlamelle begrenzte Grundfläche des Tropfens, die äussere Partie ist die intacte Pellicula mit ihrer Oberflächenstructur.

Fig. 7. Inter-alveolartropfen eines stark gepressten *Par. aurelia* und seine Befestigung an der Pellicula.

Fig. 8. Inter-alveolartropfen eines stark gepressten *Par. aurelia*, in Entwicklung begriffen. Oberflächenstructur der Pellicula verschwunden. Innere Alveolarlamelle mit der Pellicula nur noch durch die zu den Cilienbasen führenden Alveolarkanten verbunden.

Fig. 9a—e. Ursprünglich vollständig homogene und hyaline losgelöste Inter-alveolartropfen von *Par. aurelia*: a u. b schön wabig geronnen, c u. e emulsionsartig, letzterer bis auf die schaumige Partie ausgeflossen, d nur am Rande sehr feinwabig geronnen.

Fig. 10. Oberfläche einer zerfliessenden *Vorticella nebulifera* mit Inter-alveolartropfen auf verschiedenen Entwicklungsstadien. Einige, vorher homogene, losgelöst und wabig geronnen (*L*); cf. S. 308.

Fig. 11a—f. Die Entwicklung eines Quellungs- und Lösungscentrums an der Oberfläche einer gepressten *Bursaria truncatella*; cf. S. 311 ff. a) Erste Anlage eines Protoplasmatropfens, Alveolarsaum zerstört. b) Entschäumung des gequollenen Plasmas durch Zerplatzen der abgerundeten Wabenvacuolen in den Tropfen *v*. c) *v* nach Aussen geplatzt. d) Entwicklung neuer Protoplasmatropfen. e) Weitere Oberflächenveränderungen und Strömungserscheinungen des Protoplasmas; cf. S. 313. f) Die Protoplasmatropfen haben sich losgelöst oder sind in Loslösung begriffen. Tropfen auf den verschiedensten Stadien der Verflüssigung; cf. S. 313.

#### Tafel 27.

Fig. 12. Alveolarsaum von *Bursaria truncatella* im optischen Durchschnitt und darunter ein Flächenschnitt. Alveolarkanten dicht durchsetzt von discreten Körnchen.

Fig. 13a—b. Abstossung und Verflüssigung einer Protoplasmapartie einer gepressten *Bursaria truncatella*. a) In der vordern linken Peristomecke ist ein Lösungscentrum aufgetreten. Ein Kernsegment hat sich von dem wurstförmigen Kern losgelöst und ist in die veränderte Protoplasmapartie aufgenommen worden. Das Thier schält sich aus dem verflüssigten Protoplasma heraus und schwimmt in der Richtung des Pfeils weg; cf. S. 314. b) Die ganze abgestossene Protoplasmanasse zu einem Tropfen zusammengeflossen. Emulsionsartige Structur, in der Mitte das runde Kernfragment in Zerstörung begriffen.

Fig. 14. Die mit Neutralroth sich färbenden Tropfen von *Bursaria truncatella* und ihre Lage im Alveolarsaum. Oben Alveolarsaum im optischen Durchschnitt, darunter ein Flächenschnitt.

Fig. 15 u. 16. Auf einander folgende Zerfallsstadien zweier Neutralrothtröpfchen von *Bursaria truncatella*; cf. S. 323.

Fig. 17. Beliebige Zerfallsstadien der Neutralrothtröpfchen von *Bursaria truncatella* beim Zerfliessen des Thiers.

Fig. 18. Ein Protoplasmatropfen eines gepressten *Stentor polymorphus* im optischen Durchschnitt. Protoplasma gequollen. Aussen die Kuppe des Inter-alveolartropfens; cf. S. 324.

Fig. 19. Lösungszone des Protoplasmas am Hinterende eines *Stentor coeruleus* innerhalb der Pellicula. Alle Körnchen wimmeln in Molecularbewegung in dem gelösten Protoplasma umher. Das nicht gelöste durch eine deutliche Grenze gegen das gelöste abgesetzt.

Fig. 20. Halbschematische Wiedergabe der Befestigung eines Protoplasmatropfens von *Stentor* an der Körperoberfläche und des Verlaufs der Streifung der Pellicula. *Z* Zwischenstreifen, *Ri* Rippenstreifen.

Fig. 21. Die eosinophilen Körnchen von *Spirostomum ambiguum*. 1) Bei äquatorialer Einstellung. 2) Hohe Einstellung. 3) Tiefe Einstellung. b) Verschiedene, deutlich hohl oder fein granulirt. c) Unvollständig begrenzte; cf. S. 330. d) In seitlicher Ansicht; 1) bei tiefer, 2) bei hoher Einstellung.

Fig. 22. Bildung eines Inter-alveolartropfens bei einem gepressten *Lionotus anser*. Die innere Alveolarlamelle ist durchgerissen. Das Protoplasma fliesst in den Inter-alveolarraum.

Fig. 23a u. b. Verhalten des Alveolarsaums bei der Bildung eines Inter-alveolartropfens von *Prorodon teres*.

Fig. 24. Einige Myelingeilde von *Prorodon teres*.

Fig. 25a u. b. Einige Myelingeilde von *Stylonychia mytilus* und *pustulata*.

Fig. 26. Das eine Lösungszone von *Kerona pediculus* erfüllende gequollene Wabenwerk.

Fig. 27. Einige Myelingeilde von *Oxytricha fallax*.

Fig. 28. Einige Myelingeilde von *Urostyla weissei*. c die in a und b gegebene Figur auf einem spätern Stadium.

Fig. 29. Einige halb begrenzte Tröpfchen einer bei Druck zerfliessenden *Urostyla weissei*.

Fig. 30. Ein Theil des Randes einer unter Druck zerfliessenden *Opalina ranarum*, dicht besetzt mit Paramyelintropfen.

Fig. 31. Entstehung, Loslösung und Zerfall eines Paramyelintropfens von *Op. ranarum*; a—c gemeinsame, f—h und f'—h' differente Entwicklungsreihen, f'—h' Molecularbewegung der darin suspendirten Körnchen; cf. S. 345.

Fig. 32 (1—2). Paramyelintropfen von *Op. ranarum* in zwei auf einander folgenden Stadien (1—2) mit wahrscheinlich echten Myelingeilden, welche aus ihm hervowachsen. Druckwirkung.

Fig. 33. Echte Myelingeilde beim Zerfliessen einer *Op. ranarum*. Cilien in Ruhe. Druckwirkung.

Fig. 34. Partie des Randes einer zerflossenen *Op. ranarum*. Cilienbewegung nur noch schwach. Alveolarschicht und Pellicula grössten

Theils zerstört. Paramyelintropfen losgelöst, in verschiedenen Stadien des Zerfalls (*M*, *R*, *S*, *T*). Ueberall sind die an Volum weit grössern Tropfen des secundären Entmischungsproducts (*F*, *H*) zwischen den Paramyelintropfen hervorgequollen. *U* ein soeben geplatzter secundärer Tropfen. Im Entoplasma ist es zur Ausscheidung globulitenartiger Körnchen (*G*) gekommen. Druckwirkung; cf. S. 348.

Fig. 35. *Balantidium entozoon*, im Zerfliessen begriffen. Druckwirkung. Uebersichtsbild.

Fig. 36. *Balantidium entozoon*, im Zerfliessen begriffen. Druckwirkung. Uebersichtsbild.

Fig. 37. Partie des Randes eines zerfliessenden *Balantidium entozoon*. Druckwirkung. *p* Paramyelintropfen. Im Entoplasma ist Entmischung zwischen 2 Substanzen eingetreten: 1) einer mit Wasser nicht mischbaren, welche in Tropfenform allmählich im umgebenden Medium hervorfliessen und später feinkörnig gerinnt, und 2) einer gallertartigen, in der die Granula eingelagert sind.

#### Tafel 28.

Fig. 38. Aussehen einer centralen Partie eines unter Druckwirkung zerflossenen *Balantidium entozoon*. Die blau schimmernden, wabig geronnenen Partien *G* entsprechen der nicht ausgeflossenen Masse Fig. 37; dazwischen breitet sich die gallertartige, wahrscheinlich ebenfalls geronnene Masse, das 2. Entmischungsproduct des Protoplasmas aus, welches die Granula umschliesst, cf. S. 350.

Fig. 39. Mit  $\frac{1}{2}$ proc.  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung behandeltes gequollenes *Paramecium aurelia*, dicht mit Inter-alveolartropfen besetzt. Noch lebend.

Fig. 40. Schema der Drehbewegungen eines *Paramecium aurelia* bei Behandlung mit Alkalien.

Fig. 41. Mit  $\frac{1}{2}$ proc.  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung behandeltes *Paramecium aurelia* auf einem spätern Stadium als Fig. 40. Alveolarsaum fast vollständig abgehoben.

Fig. 42a u. b. Strömungserscheinungen eines Protoplasmatropfens von *Bursaria truncatella* in  $\frac{1}{2}$ proc.  $\text{Na}_2\text{CO}_3$ -Lösung. b späteres Stadium als a. Die Structur ist in b nicht eingezeichnet.

Fig. 43. Schwimmcurven von *Bursaria truncatella* bei Einwirkung von  $\text{NH}_3$  in Folge Verdunstung von anderthalbfach kohlensaurem Ammoniak; cf. S. 379.

Fig. 44. Unter 5proc. Aethylalkoholwirkung zerfliessendes *Paramecium aurelia*. Alveolarsaum mit den Trichocysten abgestreift. Zahlreiche Inter-alveolartropfen vorhanden.

Fig. 45a—b. Zwei auf einander folgende Stadien zur Illustration des Durchbruchs des Inter-alveolarraums *I* in einen Inter-alveolartropfen *i* am Hinterende eines mit 5proc. Aethylalkohol behandelten *Paramecium aurelia*.

Fig. 46. Structur des Entoplasmas eines *Paramecium aurelia*, welches bei Behandlung mit 5proc. Aethylalkohol in den Inter-alveolar-

tropfen  $\rho$  ausgeflossen und geronnen ist. Nach einem mit Methylenblau vital gefärbten Präparat.

Fig. 47a—b. a vordere, b hintere contractile Vacuole eines mit 5proc. Alkohol behandelten Paramäciums; jede Vacuole durch einen plasmatischen Canal mit dem Porus excretorius verbunden. Der Alveolarsaum ist abgehoben. Das Protoplasma ist geronnen. Nach einem mit dünner Methylenblaulösung postmortal gefärbten Präparat; cf. S. 384. I Inter-alveolarraum.

Fig. 48. Partie aus dem geronnenen Protoplasma einer mit 5proc. Alkohol zum Zerfliessen gebrachten *Bursaria truncatella*; cf. S. 386.

Fig. 49. Mit dem Vorderende nach der Kathode, mit dem Hinterende nach der Anode, d. h. axial eingestelltes *Paramecium aurelia*, während der Einwirkung des galvanischen Stroms im Anfang der Reizung. Die Pfeile geben die Wirbelbewegungen im Wasser suspendirter kleiner Tuschepartikelchen an. + Anode, — Kathode; cf. S. 399.

Fig. 50. Axial eingestelltes *Paramecium aurelia* durch Anpressen in seiner Lage festgehalten und Strom gewendet; cf. S. 401.

Fig. 51. *Paramecium aurelia* auf einem spätern Stadium der Reizung durch den galvanischen Strom, dicht besetzt mit Inter-alveolartropfen. Im Vergleich mit andern Figuren kleiner gezeichnet.

Fig. 52a u. b. Cilienstellung eines *Spirostomum ambiguum*, welches durch Zerstörung des Vorder- und Hinterendes durch den galvanischen Strom auf ca. *Paramecium*-Grösse eingeschmolzen (cf. S. 406) und hierauf einige Zeit der Erholung überlassen war, bei abermaliger Reizung durch den galvanischen Strom und zwar vom Strom quer durchflossen; b in der Lage von a festgehalten und Strom gewendet.

Fig. 53. Cilienstellung eines der Länge nach vom Strom durchflossenen, auf *Paramecium*-Grösse verkürzten *Spirostomum ambiguum*. Vorderende der Kathode, Hinterende der Anode zugerichtet. Das Thier schwimmt auf die Kathode zu.

Fig. 54. Die Curve, in welcher *Opalina ranarum* bei Einwirkung des galvanischen Stroms auf die Anode zuschwimmt.

Fig. 55. Cilienstellung einer mit dem Vorderende nach der Kathode gerichteten *Opalina dimidiata*.

# Ueber den feinern Bau der Cysticerken.

Von

**Paul Rössler,**

Assistenz-Zahnarzt am Königl. zahnärztl. Institut der Ludwig-  
Maximilians-Universität zu München.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

---

Hierzu Tafel 29—30 und 4 Abbildungen im Text.

Nachdem in den letzten Jahren durch eingehende histologische Studien an Cestoden und Trematoden nachgewiesen worden war, dass die sogenannten Subcuticularzellen, deren epitheliale Natur vielfach bezweifelt und bestritten wurde, das wahre Epithel dieser Thiere sind, und somit deren Sonderstellung beseitigt wurde, so war es wünschenswerth, auch die Blasenwürmer auf ihre Epithelverhältnisse hin zu prüfen.

Die von mir an Cysticerken gemachten Untersuchungen haben nun ergeben, dass die Blasenwürmer den Tänien im Bau ihres Gewebes völlig gleichen.

Sie besitzen nicht nur dieselben Muskellagen und dieselbe Structur des Parenchyms, sondern auch die gleichen Verhältnisse der Epithelzellen, welche allerdings in der Blasenwand eine Gestaltveränderung erfahren haben.

Doch diese abweichenden Verhältnisse sind wohl zu erklären, wenn man in Betracht zieht, dass die Blase nur ein secundäres Organ, eine Modification des Scolex ist, weshalb man bei Betrachtung der Verhältnisse der Blasenwand von denen des Scolex ausgehen muss und nicht umgekehrt.

Aus dem Folgenden wird sich nun ergeben, dass auch die Blasenwürmer ein echtes Epithel besitzen, und zwar zeigen die Epithelzellen im Scolex und Zwischenstück dieselbe Gestalt und Lage wie bei den Tänien. Sie stellen lang gestreckte, in das Bindegewebe gesunkene, doch von demselben scharf abgegrenzte Zellen dar, welche ihre Ausläufer durch die äussern Muskelsysteme sowie die Basal-

membran nach der Cuticula senden, in deren innerster Schicht sie endigen.

Im untern Ende des Zwischenstücks sowie in der Blase macht sich ein Auseinanderrücken der Zellen sowie eine Veränderung ihrer Gestalt bemerkbar; das Vorhandensein einer continuirlichen epithelialen Zellenlage beweist aber, dass es sich auch hier um ein echtes Epithel handelt.

Bevor ich auf alle diese Verhältnisse näher eingehe, ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. BLOCHMANN meinen verbindlichsten Dank sowohl für seine lebenswürdige Unterstützung als seine werthvollen Rathschläge auszusprechen.

Zunächst bemerke ich einiges über die Conservirungs- und Färbemethoden. Ein Jeder, welcher sich mit dem Studium dieser Thierclassen beschäftigt hat, giebt die Schwierigkeiten, welche sich sowohl beim Conserviren als auch beim Untersuchen gezeigt haben, unumwunden zu.

Besonders die Blase bedarf einer äusserst vorsichtigen und sachgemässen Behandlung, damit an ihr nicht jene bei den spätern Untersuchungen so störenden Falten auftreten.

Um diese zu vermeiden, ist es am vortheilhaftesten, die Cysticerken in hängender Stellung zu conserviren und zwar so, dass der Scolex nach unten zeigt. Auf diese Art und Weise übt die Blasenflüssigkeit selbstthätig einen Druck auf die Körperwand aus und erhält so dieselbe in steter Spannung.

Von den einzelnen Conservirungsmethoden kann ich auf Grund der von mir gemachten Erfahrungen wohl die mit Sublimat ohne Zusatz von Eisessig als die beste empfehlen, da dasselbe auf die Erhaltung der Gewebe und die Färbbarkeit einen besonders günstigen Einfluss zu haben scheint.

Die Conservirung ausschliesslich durch Alkohol ist entschieden zu verwerfen, denn es stellen sich hierbei so bedeutende Nachtheile ein, dass ich nach einigen mit grösster Sorgfalt angestellten Versuchen davon Abstand nahm. Vor allem findet stets eine theilweise oder sogar völlige Loslösung der Cuticula statt, ein Umstand, der besonders für die Untersuchung des Epithels diese Conservirungsmethode absolut ausschliesst.

Bei der Behandlung der Objecte mit Formol sind mir zwar keine Nachtheile aufgefallen, doch bietet dieselbe auch keine besondern Vorthteile.

Die Einwirkung der FLEMMING'schen Lösung wiederum erzeugt eine fast vollständige Schwarzfärbung der Blase in Folge ihres grossen Gehalts an Fettröpfchen, während der Scolex fast hell bleibt.

Wenngleich man diesem Umstand durch Einlegen der Stücke in altes Terpentinöl abhelfen kann, so leidet doch das Gewebe bezw. seine Imprägnirung darunter.

Zur Untersuchung gelangten *Cysticercus fasciolaris* und *tenuicollis*.

Von diesen beiden Formen fertigte ich Längsschnitte durch den Scolex im Zusammenhang mit einem Theil der Blasenwand an.

Als günstig, ja theilweise nothwendig erwies es sich, dieselben nicht dicker als höchstens  $5 \mu$  zu schneiden. Für *Cysticercus fasciolaris* möchte ich sogar Schnitte von nur  $3 \mu$  Stärke als vortheilhafter bezeichnen, da dieselben das Studium der feinern Zellverhältnisse bedeutend erleichtern.

Eine Entkalkung vor dem Schneiden zeigte sich, wenigstens bei diesen beiden Formen, überflüssig.

Interessant, wenn auch in manchen Fällen für den Untersuchenden wenig erfreulich ist das Verhalten der Cysticerken den einzelnen Färbemethoden gegenüber.

Die WEIGERT'sche Fibrinfärbung, die für die Parenchymzellen der Trematoden sehr gute Resultate erzielt, versagt z. B. hier völlig und bewirkt weiter nichts als eine intensive Färbung der Basalmembran. Ich habe dieselbe bei Material angewendet, das nach den verschiedenen oben angeführten Methoden conservirt war, aber stets mit dem gleichen negativen Erfolge.

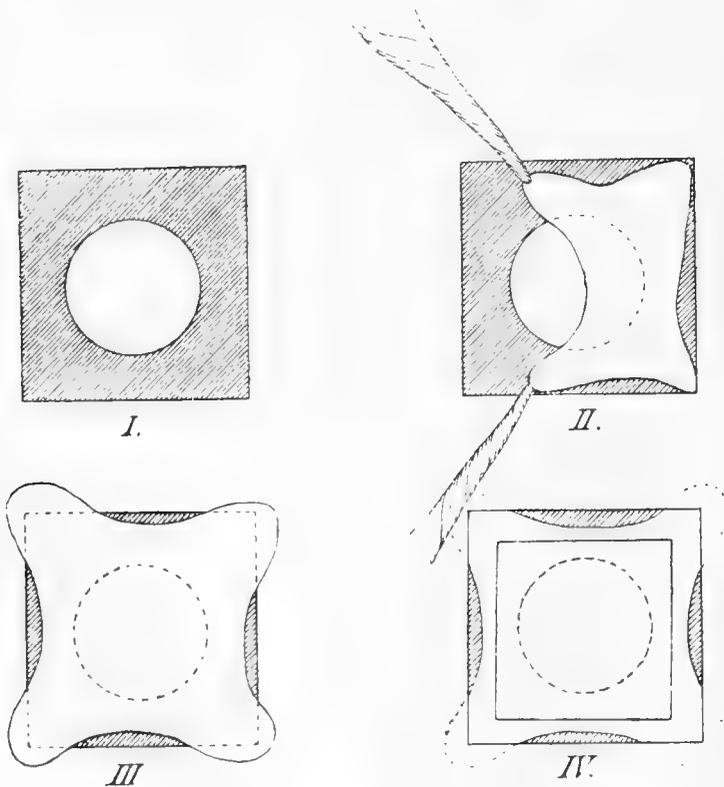
Bessere Erfolge erzielten Färbungen mit Eosin-Eisenalaun-Hämatoxylin. Besonders günstig erwies sich diese Methode für das Studium des Excretionssystems, wie ich dies auch aus den Präparaten des mit mir gleichzeitig im hiesigen Institut arbeitenden Herrn Dr. BUGGE (diese Zeitschr., V. 16, p. 178) ersehen konnte. Aber auch für das Studium des Parenchyms ist sowohl diese wie die VAN GIESON'sche Methode mit gutem Erfolg anzuwenden. Für die Darstellung der Epithelzellen und ihrer feinen Ausläufer eignete sich am besten das Färben der Schnitte mit Toluidinblau.

Man betropft zu diesem Zweck die auf die Objectträger aufgezogenen Schnitte mit concentrirter, lauwarmer Toluidinlösung und erhält dieselben, beispielsweise durch Legen auf den Wärmeschrank, so lange in mässiger Erwärmung, bis eine intensive Blaufärbung eingetreten ist. Hierauf giesst man die Lösung ab, spült leicht mit Aqua destillata nach und betröpfelt die Schnitte mit 10proc. Lösung von

Ammonium-Molybdat, durch welches Verfahren bewirkt wird, dass bei der nachfolgenden Entwässerung der Schnitte deren Färbung weniger leidet.

Besonders schöne Resultate ergab aber die vitale Methylenblaufärbung. Dieselbe besitzt vor allem den grossen Vortheil, dass man bei ihrer Anwendung stets nur distinct gefärbte Einzelheiten der Gewebe erhält, was natürlich die Untersuchung derselben ganz bedeutend erleichtert. Am zweckmässigsten verfährt man auf folgende Art und Weise: Nachdem man das Thier seiner Bindegewebscyste entnommen und dasselbe durch Einlegen in erwärmte physiologische Kochsalzlösung auf seine Lebensfähigkeit untersucht hat, injicirt man seine Blase mit schwacher Methylenblaulösung (1 : 2000), so dass die Blasenflüssigkeit eine helle Blaufärbung annimmt. Nach etwa einstündiger Einwirkung, während welcher das Object in 17—18° R. warmer 0,6-proc. Kochsalzlösung verbleiben muss, treten die ersten Färbungserscheinungen auf. Schon mit schwacher Vergrösserung nimmt man jetzt einzelne Muskelfibrillen mit ihren Bildungszellen wahr.

Zum genauern Studium ist es aber nothwendig, die Objecte mit stärkster Vergrösserung zu betrachten.



Um dies möglich zu machen, schneidet man ein Stück aus der Blasenwand heraus, orientirt es und legt es auf eine Glaszelle (I), so dass die Cuticula nach oben zu liegen kommt. Hierauf tupft man den noch freien Theil der Zelle, um ein besseres Haften zu erzielen, möglichst gut mit Fliesspapier ab, breitet das Blasenstück vermittle eines gerollten Fliesspapierstücks möglichst aus (II), bis dasselbe gut

und gleichmässig gespannt ist (III), und legt dann ein Deckglas auf (IV), um mit Oel-Immersion zu untersuchen. Durch diese Methode

wird es möglich, das über dem Ausschnitt der Zelle liegende Stück, welches durch keinen Druck beeinträchtigt wird und zu dem die Luft freien Zutritt hat, Stunden lang zu beobachten, ohne dass die Färbung leidet, während beim einfachen Auflegen des Deckglases, wie bekannt, die distincte Färbung nur kurze Zeit hält.

An die Spitze meiner Untersuchungen will ich die Resultate über Cuticula und Epithel der Blasenwürmer stellen.

Die Ansicht, dass bei Cestoden und Trematoden eine epitheliale Zellschicht vorhanden sei, hat schon seit langer Zeit Zustimmung und Widerspruch erfahren. Als Letzter versuchte BOTT durch seine Untersuchungen, welche er an einem aus dem Maulwurf stammenden *Cysticercus* machte, die Ansicht derer zu stützen, welche diesen Thierclassen das Epithel absprechen. Hierdurch wurde ich veranlasst die von ihm geschilderten Befunde an frischem, gut conservirtem Material nachzuprüfen, da doch das so lange in Alkohol liegende Material BOTT's kaum als noch geeignet betrachtet werden konnte.

Zunächst möchte ich mit Rücksicht auf die BOTT'schen Einwände bemerken, dass gerade die Blase der Cysticerken nicht das geeignete Object ist, um die an *Ligula* u. a. gemachten Erfahrungen über die Epithelverhältnisse zu widerlegen, da die Blase ein Larvenorgan ist und dem entsprechend abweichende Verhältnisse bietet.

Man muss also, um die Epithelverhältnisse der Cysticerken beurtheilen zu können, von denen von *Ligula* u. a. ausgehen und nicht umgekehrt.

Zum mindesten durfte BOTT, wenn er auch andere Epithelverhältnisse bei dem von ihm untersuchten *Cysticercus* gefunden zu haben glaubte, nicht so weit gehen, damit die bei obigen Thieren gemachten Erfahrungen für unrichtig zu erklären.

Gehen wir nunmehr genauer auf den feinem Bau der Blasenwürmer ein.

Die Cuticula bildet die äussere Begrenzung der Cysticerken und ist von einer unter ihr liegenden epithelialen Zellschicht, mit welcher sie noch in Verbindung steht, erzeugt worden. Sie ist sowohl am Zwischenstück wie an der ganzen Blase mit feinen Härchen bedeckt und zeigt, je nach der Körperregion, eine ziemlich verschiedene Structur.

Am Scolex und Zwischenstück lassen sich an ihr drei Schichten ziemlich deutlich unterscheiden. Die oberste, fein behaarte, ist dünn und dunkel; ihr folgt eine stärkere, homogene Lage, unter welcher eine feinkörnige Schicht liegt, welche von den Ausläufern der Epithel-

zellen, welche dort endigen, gebildet wird und von welcher aus die Bildung der Cuticula vor sich gegangen ist (Fig. 1 u. 5).

Nach der Blase zu nimmt die Cuticula bedeutend an Dicke ab, so dass sie in dieser nur noch eine äusserst dünne Lage bildet, an welcher die innerste und äusserste Schicht nur noch als feine Linien zu sehen sind. Sie besitzt hier kaum  $\frac{1}{3}$  der Stärke wie z. B. im Zwischenstück.

Die Blasenwand von *Cysticercus fasciolaris* zeigt in so fern noch Besonderheiten, als in ihr bald mehr bald weniger deutlich feine Körnchen oder auch blasenartige Hohlräume reihenartig eingelagert sind. Letztere treten an 3  $\mu$ -Schnitten besonders deutlich hervor und erscheinen hier geradezu als Hohlräume (Fig. 2a u. b).

Porenkanäle oder sonstige Einschlüsse, wie sie nach den Angaben der verschiedensten Autoren in der Cuticula von Tänien vorkommen, konnte ich, mit Ausnahme ganz vereinzelter Sinneszellenendigungen, nicht wahrnehmen.

VOGEL, welcher auch *Cysticercus fasciolaris* untersuchte, bezeichnet die äusserste Lage der Cuticula als hell, die mittlere als dunkel und die innerste als die hellste. Ferner beobachtete er an einzelnen Stellen der Oberfläche kleinere oder grössere, unregelmässig geformte Schollen, welche er als Reste einer Häutung deutet.

Ich habe bereits am Anfang meiner Arbeit auf den grossen Werth der Conservirungsart hingewiesen und der Begleiterscheinungen der Alkoholconservirung Erwähnung gethan. Aus diesem Grunde ist wohl auch der Bildung von Schollen keine besondere Bedeutung beizumessen.

Das sicher mit am meisten untersuchte und umstrittene Gewebe des Cestodenkörpers ist ohne Frage in Gemeinschaft mit dem Parenchym die Subcuticula.

Wie getheilt zu allen Zeiten die Auffassung ihres Baues war, beweisen uns die Ansichten der verschiedensten Autoren, welche diesem Gewebe ihre specielle Aufmerksamkeit geschenkt haben.

In den letzten Jahren hat sich aber doch durch das Erscheinen mehrerer Schriften, welche die Epithelfrage der Cestoden und Trematoden eingehend behandeln, mehr und mehr die Ansicht Bahn gebrochen, dass diese Thierclassen in der That ein äusseres Epithel besitzen, wenn auch ein durch seine Lagebeziehungen zu andern Geweben von der Norm abweichendes, wie es sich in ähnlicher Weise auch bei andern Thieren, z. B. am Rüssel der Tricladen, bei *Hirudo*, den Ophiuroiden, manchen Holothurien etc. vorfindet.

Bei der Untersuchung der Epithelverhältnisse der Blasenwürmer unterscheidet man am besten drei Zonen:

- 1) Scolex und Zwischenstück;
- 2) Uebergangszone des letztern in die Blasenwand;
- 3) die Blase selbst.

Von diesen lässt eine jede unter den ihr eigenen Umständen und Beziehungen ein besonderes Verhalten der Epithelzellen erscheinen.

Dass die einzelnen Arten unbedeutende, für sie allein geltende Abweichungen in der Gestalt ihrer Epithelzellen besitzen, ist nichts Ungewöhnliches, doch stimmen dieselben, wenigstens so weit ich sie untersucht habe, alle in ihren charakteristischen Merkmalen als Epithel überein.

Die gerade zur Untersuchung der Epithelzellen geeignetste Art, von denen wenigstens, die mir zur Verfügung standen, ist ohne Frage *Cysticercus fasciolaris*, da dieselbe, was von grossem Werth ist, die grössten Zellen im Vergleich zu denen anderer besitzt.

Ich schicke aus diesem Grunde die Schilderung der Epithelverhältnisse dieser Art voraus, da man dieselben hier ungleich klarer und schneller überblicken und beschreiben kann als bei *Cysticercus tenuicollis*.

Im Scolex sowie im Zwischenstück zeigen die Epithelzellen vollständig die gleiche Form und dasselbe Verhalten den andern Geweben gegenüber wie bei *Taenia crassicollis* (Fig. 1).

Sie liegen unter der äussern Ring- und Längsmusculatur und entsenden sowohl durch diese Muskelsysteme als auch durch die Basalmembran ihre feinen, meist mehrfach getheilten Fortsätze, welche in der innersten, fein granulirten Lage der Cuticula endigen.

Eine Verbindung der Zellen durch breite Enden mit der Cuticula, wie es VOGEL und STEUDENER angeben, besteht also nicht.

Die einzelnen Zellen zeigen eine schmale, lang gezogene Gestalt und stehen palissadenförmig neben einander, bald mehr bald weniger tief in das Parenchym eingesenkt. Sie besitzen einen ovalen Kern mit deutlichem Kernkörperchen, welcher sowohl im mittlern Theil der Zelle als auch in dem bald mehr der Cuticula oder dem Bindegewebe zu gerichteten Theil liegen kann. Derselbe wird von einem zart granulirten Protoplasma umgeben, welches sich von dem es umgebenden Gewebe scharf abhebt.

Eine Verbindung zwischen Epithel und Parenchymzellen sah ich nie, selbst wenn erstere noch so tief in das Bindegewebe versenkt lagen. Die Epithelzellen besonders dieser Form sind äusserst schlank

und dünn, weshalb es sogar, um ein genaues Bild zu erhalten, nöthig ist, bis zu Schnitten von nur  $3 \mu$  Stärke herunterzugehen.

Anders ist ihr Aussehen bereits in der Uebergangszone nach der Blase zu (Fig. 3).

Hier sieht man die Epithelzellen nicht mehr so tief in das Bindegewebe hineinragen und in Folge dessen auch mehr in einer Ebene liegen. An die Cuticula, nach der sie feinste Ausläufer entsenden, sind sie in Folge der geringern Entwicklung der äussern Ring- und Längsmuskeln schon näher herangerückt. Ihre Gestalt ist auch nicht mehr so schlank, sondern mehr kolbig, und ihr Kern im Vergleich mit denen der Epithelzellen des Scolex mit mehr Protoplasma umgeben.

Auch hier sind die Epithelzellen gegen das Bindegewebe scharf abgegrenzt.

In der Blasenwand endlich selbst ist eine noch weitere Differenzierung vor sich gegangen (Fig. 4).

Hier sind die Zellkerne der Epithelzellen, welche letztere immer noch sehr dicht stehen und noch genau dieselbe epitheliale Anordnung zeigen wie in den andern Zonen, erheblich heller und von nur wenig Plasma umgeben. Dasselbe ist in allen Theilen der Blasenwand durch feinste Ausläufer mit der Cuticula in Verbindung zu sehen, dehnt sich jedoch in Folge der zarten und lockern Structur des Bindegewebes auch nach diesem hin aus.

Dass diese kleinen, kurzen Fortsätze in irgend welchen nähern Beziehungen zum Parenchym oder seinen Zellen standen, konnte ich niemals beobachten. Vielmehr verliefen die Ausläufer der Parenchymzellen, welche sich ja schon durch ihre Färbung kennzeichneten, völlig isolirt zwischen den Epithelzellen bis in die Nähe der Basalmembran.

*Cysticercus tenuicollis* zeigt in seinen charakteristischen Merkmalen eine völlige Uebereinstimmung mit *Cysticercus fasciolaris*, wenn auch im Speciellen die Lage und Gestalt der Epithelzellen Modificationen aufzuweisen hat.

Im Scolex und dem obern Theil des Zwischenstücks zeigen die Epithelzellen wieder jene regelmässige, palissadenförmige Anordnung wie bei allen Tänien, nur sinken sie hier nicht so tief ins Bindegewebe ein, wie wir dies beispielsweise bei *Cysticercus fasciolaris* beobachten konnten, sondern liegen dicht unter der äussern Längsmusculatur, durch diese sowie die darüber liegende Ringmuskellage und Basalmembran ihre Fortsätze nach der Cuticula entsendend (Fig. 5).

Die Gestalt der Epithelzellen möchte ich hier als keilförmig be-

zeichnen. Ihr Kern ist rund, enthält in der Regel bis 3 Kernkörperchen und ist von feinkörnigem Protoplasma umgeben.

Dasselbe bildet gegen die Cuticula hin mehrere Fortsätze, während es nach dem Bindegewebe zu meist eine breitere Basis hat, deren Enden allerdings auch in Spitzen auslaufen können.

Auch bei dieser Form sind keinerlei Verbindungen, weder unter den einzelnen Epithelzellen noch solchen und Parenchymzellen, zu beobachten, vielmehr zeigen die einzelnen Zellen ebenfalls allenthalben eine scharfe Abgrenzung gegen das Bindegewebe, in welches sie eingelagert sind.

In der Uebergangszone zur Blase, die ja bei *Cysticercus tenuicollis* eine ziemlich grosse Ausdehnung besitzt, treten wieder merkliche Differenzirungen in Bau und Stellung der Epithelzellen auf (Fig. 6).

Dieselben rücken zunächst weiter aus einander und nehmen, da die Spannung des Gewebes in Folge der Verringerung der Musculatur nachgelassen hat, eine mehr rundliche Gestalt an. Ihre zur Cuticula hinziehenden Ausläufer haben, da die Zellen nicht mehr so dicht stehen, naturgemäss eine grössere Fläche derselben zu versorgen und verlaufen daher nicht mehr so eng bei einander, sondern mehr divergirend.

Gerade an dieser Stelle tritt klar zu Tage, welchen grossen Einfluss die Musculatur auf die Spannung des Gewebes und somit auch auf die Gestalt der Epithelzellen ausübt, da sich hier das innere Muskelsystem des Scolex und Zwischenstücks an der Seite des in das Blaseninnere hineinragenden Kopfbapfenfortsatzes auflöst und nicht in die Blasenwand übergeht.

Am schwierigsten gestaltet sich das Studium der Epithelzellen in der Blasenwand.

Hier leisten besonders die vitalen Methylenblaufärbungen nicht zu unterschätzende Dienste zu ihrer richtigen Erkenntniss und Beurtheilung.

Betrachtet man in einem späten Färbestadium ein Stück über eine Glaszelle gespannte Blasenwand mit schwacher Vergrösserung, so sieht man die ganze Fläche dicht wie mit kleinen Körnchen bestreut. Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man dieselben als verstreut liegende Zellen, deren Kern von wenig Protoplasma umgeben ist, welches seine Ausläufer nach der Oberfläche zu sendet, so dass die einzelnen Zellen zuweilen sternförmiges Aussehen haben (Fig. 8a u. b).

Ihrer Lage nach befinden sie sich theils zwischen Muskelfasern der beiden äussern Muskelsysteme, theils darunter.

Ein völlig anderes Bild zeigen Stellen in der Blasenwand, von denen PINTNER bei der Schilderung des blasenförmigen Larvenkörpers

von *Tetrarhynchus smaridum* berichtet, dass sie wie Flecken in der Blasenwand erschienen. Er schreibt: „Während die Subcuticularzellen sonst an der Blasenwand in ziemlich weiten, oft sogar sehr weiten Abständen von einander liegen, sind sie in diesen kreisförmigen Flecken nicht nur dicht, epithelartig an einander gedrängt, sondern mehrfach grösser als ihre rings um sie herum liegenden Genossen. Ich glaube, dass diese auffällige Erscheinung, deren eigentliche Ursache ich nicht angeben kann, durch fortschreitende Vacuolisierung entstanden ist, die von einem ursprünglich mehr oder weniger polygonalen Zelleibe bei den kleinern Zellen endlich nur einen spärlichen Plasmastern rings um den Nucleus übrig lässt.“

Ich selbst möchte als Ursache dieser Erscheinung Contraction der betreffenden Stellen annehmen, so dass es wohl den Anschein hat, als ob die Zellen auch sonst so dicht gedrängt bei einander lägen, was aber, wie oben von mir berichtet, bei uncontractirten Stellen nicht der Fall ist.

Auf Längsschnitten durch die Blasenwand sieht man die Epithelzellen, wie nach den eben geschilderten Befunden auch gar nicht anders zu erwarten ist, auch nicht dicht bei einander liegen, sondern miteinander in ziemlich grossen Abständen von einander.

An gut vom Schnitt getroffenen Stellen beobachtet man wieder die für sie so charakteristischen Ausläufer, die sich aber hier, gleichsam wie die Beine einer Spinne vom Körper, so von dem von nur wenig Plasma umgebenen Kern nach der Cuticula hin erstrecken und in dieser endigen (Fig. 7a u. b).

Vergleichen wir hiermit die bisher von andern Autoren auf diesem Gebiet gemachten Ergebnisse.

Analog der verschiedenen Auffassungsweise der Subcuticula der Tänien begegnet man auch in den Arbeiten über die Untersuchungen der Blasenwürmer den verschiedensten Ansichten über dieses Gewebe. Am übereinstimmendsten lauten dieselben über die Subcuticularschicht des Scolex und seines Anhangs, des Zwischenstücks, während über die Structur der Blasenwand die verschiedensten Angaben existiren, resp. die wenigsten gemacht worden sind.

Mit die ältesten Angaben über die Subcuticula der Blasenwürmer stammen von LEUCKART, welcher diese Zellenlage jedoch dem Bindegewebe zusprach und ihr, kraft seines bedeutenden Namens, auch diese Stellung lange zu erhalten wusste.

Gleichwohl war er im Anfang seiner Untersuchungen über die Entwicklung der Kopfanlage und des Kopfpfens bei der Beobachtung

der subcuticularen Spindelzellen dennoch un schlüssig, ob er diese nicht doch in Folge ihrer dichten Gruppierung — welche er allerdings nur auf den Mangel einer bindegewebigen Zwischensubstanz zurückführt — als Matrixzellen der Cuticula ansehen sollte. Allein er gelangte zu der gegentheiligen Ansicht. Wohl sah er ihre Ausläufer nach der Cuticula hin, aber er sah auch solche in das Bindegewebe, ja diese sogar öfters in deutlichem Zusammenhang mit feinsten Quermuskelfasern. Diese Befunde sowie ihre Lage unterhalb der Musculatur und die spätere Ausdehnung des Bindegewebes zwischen sie liessen ihm die Subcuticularzellen in Uebereinstimmung mit RINDFLEISCH nur als modificirte Bindegewebszellen erscheinen, zumal auch die Subcuticularzellen bisweilen ihre Spindelgestalt verlieren und solche von Bindegewebszellen annehmen.

Auf eine Discussion über diese Punkte einzugehen, ist wohl heute, nach dem Erscheinen von verschiedenen Abhandlungen — auf welche ich schon oben hingewiesen habe —, welche beweisen, dass auch in andern Thierclassen derartige Lage- und Gestaltsverhältnisse der Epithelzellen vorkommen, unnöthig.

Ferner macht LEUCKART auf den auffallenden Unterschied zwischen der Structur des „Wurmleibs“ und der „Blase“ aufmerksam. Er weist auf die verschiedene Dicke und Festigkeit der Leibeswand hin, die verschiedenartige Stärke und Anordnung der Musculatur im Zwischenstück, verglichen mit deren Ausdehnung in der Blase, sowie der Dicke der subcuticularen Zellschicht im Wurmleib. Von diesen Subcuticularzellen betont er die grosse Uebereinstimmung mit denen der Tänien im Gegensatz zu den mehr rundlichen der Blase.

WAGENER schliesst sich bei seinen Untersuchungen über *Cysticercus tenuicollis* und *fasciolaris* völlig den Ansichten LEUCKART'S an.

RAUM erkennt wohl stellenweise die langen, radiär angeordneten Subcuticularzellen, doch nur am Zwischenstück, während er in der Blasenwand diese nicht beobachtet. Zu bedauern ist nur, dass die zu seiner Abhandlung gehörigen Zeichnungen fehlen.

v. LINSTOW beobachtete bei *Cysticercus Taeniae pachyacanthae* unter der „Längs- und Ringfaserschicht“ eine einschichtige Epithel- lage, doch kann man, nach seiner Zeichnung zu schliessen, mit Recht die Richtigkeit seiner Darstellung bezweifeln. Desgleichen ver- rathen seine bei *Cysticercus Taeniae sinuosae* geschilderten und gezeichneten „ovalen Zellen“ eine grössere Aehnlichkeit mit Kalk- körperchen als Zellen.

VOGEL'S Beobachtungen über die Subcuticularzellen von *Cysti-*

*cercus fasciolaris* betonen die bedeutende Uebereinstimmung mit den Angaben STEUDENER's über *Taenia crassicollis*. Er schildert dieselben als grosse, palissadenförmige Zellen, welche mit ihren „breiten Enden“ der Cuticula anliegen sollen und mit ihren spitzen Enden in das Parenchym hineinragen. Seine Beschreibungen gelten jedoch auch nur für Scolex und Zwischenstück. Ueber den feinern Bau der Blasenwandung finden wir leider bei ihm keine Mittheilungen.

Hierzu möchte ich vor allem bemerken, dass STEUDENER in seiner Abhandlung über *Taenia crassicollis* berichtet: „Der nach aussen von den Kernen gelegene Theil der Subcuticularzellen ist aus einem dicht körnigen Protoplasma gebildet, welches, mit Farbstoffen behandelt, sich fast gar nicht färbt; die Grenzen der einzelnen Zellen sind hier nur undeutlich sichtbar.“

Von einem Anliegen der Subcuticularzellen mit „breiten Enden“ an die Cuticula sagt also STEUDENER gar nichts, und es ist in der That ein eigenes Zusammentreffen, dass VOGEL trotz seines frischen Materials, das, wie ich bestätigen kann, brillante Bilder der Epithelzellen liefert, zu keinem andern Resultat gekommen ist als dem der Uebereinstimmung mit den „Beschreibungen“ STEUDENER's. Der Werth seiner Untersuchungen wird hierdurch zur Genüge gekennzeichnet, worauf auch schon die Kritik BRAUN's über seine Arbeit als „sehr mässig“ hinweist.

Die neuesten Berichte über die Subcuticularzellen von Blasenwürmern stammen von PINTNER und BOTT.

Während Letzterer die epitheliale Natur derselben, wenigstens für die Blase, in Abrede stellt, setzt Ersterer dieselben schon in ihre Rechte ein, indem er bereits von dem epithelialen Aussehen der Subcuticularzellen spricht. BOTT betont zunächst die grosse Uebereinstimmung seiner Bilder, aber nur was die fertigen Scoleces anbetrifft, mit den Darstellungen von BLOCHMANN und ZERNECKE, stellt aber eine epitheliale Anordnung in der Blase, wie eben erwähnt, in Abrede. Er äussert sich hierüber folgendermaassen: „Die äussersten Zellen sehen ganz ebenso aus wie die Parenchymzellen; sie liegen in weiten Abständen von einander und zeigen die gleichen Beziehungen zu dem Maschenwerk der Grundsubstanz wie die tiefer gelegenen Zellen. Auf der andern Seite ist hervorzuheben, dass die äussern Zellen mit ihren peripheren Ausläufern in der gleichen Beziehung zur Cuticula zu stehen scheinen, wie nach den Untersuchungen von BLOCHMANN und ZERNECKE sonst die Epithelzellen.“

Letzteres allein genügt BOTT aber nicht, um in der Blasenwand

von einem Epithel zu reden, da nach seiner Ansicht eine bestimmte Zellenanordnung hier nicht besteht. Sollte diese Zellenlage aber doch zum Epithel gerechnet werden, so müsste dann auch die ganze Blasenwand als ein mehrschichtiges Epithel aufgefasst werden, da man dann die tiefer gelegenen Zellen auch zum Epithel rechnen müsste.

Zunächst ist es unzutreffend, dass die äussersten Zellen dasselbe Aussehen hätten wie die tiefer gelegenen Bindegewebszellen. Dieselben unterscheiden sich sogar sehr merklich von letztern, und zwar vor allem durch ihre Beziehungen zur Cuticula, welche ja auch BOTT bestätigt, ein Moment, dessen Bedeutung BOTT unterschätzte.

Was ferner das Nichtvorhandensein einer bestimmten Zellenanordnung in der Blasenwand anbetrifft, so nimmt BOTT leider gar keine Rücksicht darauf, dass er das Ganze einfach aus dem Zusammenhang gerissen hat. Hätte er die einzelnen Abschnitte des Blasenwurms mit einander verglichen, unter Berücksichtigung der verschiedenen einwirkenden Factoren, so würde auch er sicher zu der Erkenntniss gekommen sein, dass auch die Blase des Epithels nicht entbehrt.

Er übersah aber zunächst einmal vollständig, dass sowohl im Scolex wie im Zwischenstück die stark entwickelte Musculatur nicht ohne Einfluss auf die Gestalt der Epithelzellen bleiben konnte, während dieser bei der schwächern Musculatur der Blasenwand dort weniger gross ist, und des weitern, dass bei dem grossen Umfang der Blase, wie wir sie z. B. bei *Cysticercus tenuicollis* finden, und dem lockern Gewebe die Epithelzellen weiter aus einander rücken müssen. Zu dem Begriff „Epithel“ gehört allerdings, wie BOTT hervorhebt, eine bestimmte Zellenanordnung, nur halten sich die Ausführungen BOTT's allzu einseitig an den Schulbegriff „Epithel“.

Die Ansicht, dass Epithelzellen sowohl in ihrer Gestalt als ihren Beziehungen zu andern Geweben eine grosse Differenzirung erfahren können, wird noch durch die Untersuchungen von HAMANN und CUÉNOT über Echinodermen und eine Arbeit von SCHUBERG über die männlichen Geschlechtsorgane von *Hirudo* und *Aulastomum* unterstützt.

Aus den Berichten der beiden erst genannten Verfasser geht hervor, dass bei den meisten Ophiurideen und auf der Apicalseite der Scheibe und Arme der Crinoideen keine irgend wie deutliche Grenze zwischen Körperepithel und Cutis existirt, eine solche vielmehr nur auf sehr frühen Jugendstadien nachzuweisen sei. Auch bei manchen Holothurien sei das Körperepithel als solches sehr undeutlich. Bei *Cucumaria* z. B. trete die Cutis an die Oberfläche des Integuments, so dass sich das Körperepithel in der Gestalt von in die periphere

Lage der Cutis eingestreuten Nestern präsentire, von denen jede Epithelzelle einen dünnen Fortsatz nach der Oberfläche des Integuments sende.

Ueber ganz ähnliche Epithelverhältnisse berichtet SCHUBERG vom Hoden von *Hirudo* und *Aulastomum*. Er schreibt hierüber ungefähr Folgendes: „Ein geschlossenes Epithel, bei welchem die einzelnen Zellen in geradlinigen Kanten einander berühren, ist (nicht an der ganzen Oberfläche des Hodenbläschens vorhanden, vielmehr zerfällt an den seitlichen Partien des Säckchens das Epithel zunächst in einzelne Gruppen von Zellen, welche sich schliesslich auf der Dorsalseite zu einzelnen Zellen auflösen, die durch Fortsätze mit einander verbunden sind. Je mehr die einzelnen Zellen von einander getrennt werden, desto mehr nehmen sie den Habitus von sternförmigen Bindegewebszellen an, wie man sie im Gallertgewebe und im embryonalen Bindegewebe antrifft; sie entfernen sich also recht erheblich von dem gewöhnlichen epithelialen Typus.“

Es liegen also hier fast dieselben Verhältnisse wie bei *Cucumaria* vor.

SCHUBERG's Schlussworte aber muss ich wörtlich citiren, da ich mich seinen Ausführungen voll und ganz anschliesse (weil dieselben ebenso trefflich mit den von mir an Cysticerken gemachten Erfahrungen übereinstimmen). Er berichtet: „Die Beschaffenheit des Hodenepithels von *Hirudo* und *Aulastomum* dürfte aufs Neue die Berechtigung der BLOCHMANN'schen Ansicht darthun und vielleicht von um so grösserer Beweiskraft sein, als es sich hier um Umbildung eines einschichtigen Epithels handelt, während ein hartnäckiger Gegner immerhin noch geltend machen könnte, dass in den von BLOCHMANN angezogenen Fällen der Schmelzpulpa und der embryonalen Flossenstacheln von *Spinax* die Annäherung von Epithelzellen an den bindegewebigen Habitus in den tiefern Schichten eines geschichteten Epithels stattfindet. Beim Integument der Plattwürmer kann aber natürlich auch nur von einem einschichtigen Epithel die Rede sein.“

Eine geradezu frappirende Aehnlichkeit resp. Uebereinstimmung zeigen aber seine Flächenansichten des Hodenepithels mit denen des Epithels der Larve von *Tetrarhynchus smaridum* nach PINTNER und mit den Methylenblaupräparaten von *Cysticercus tenuicollis*.

Genau dieselben Intercellularräume, Zellenbrücken etc. hier wie dort. Wenngleich mir nun bei den Cysticerken der Nachweis directer Verbindungen zwischen den Epithelzellen nicht gelang, ich dieselben zum mindesten trotz einiger sehr für ihr Vorhandensein sprechenden

Stellen nicht mit absoluter Sicherheit beobachten konnte, so kommt man doch beim Vergleich der diesbezüglichen Darstellungen und Zeichnungen unschwer zu der Erkenntniss, dass dieselben alle das Charakteristische von Epithelzellen in Bau und Lage in sich vereinigen.

Man gehe nur einen Schritt weiter und lasse die Epithelzellen des eben geschilderten Hodenepithels noch weiter aus einander rücken, so dass die Intercellularbrücken schwinden, und man erhält die Verhältnisse, wie sie uns das Epithel der Blase der Cysticerken darstellt.

Selbst die scheinbar so abnormen Epithelverhältnisse der Blasenwand der Cysticerken haben also auch bei andern Thieren ihr Analogon, und es dürfte wohl kein Zweifel mehr darüber bestehen, dass auch die Blasenwürmer ein echtes Epithel besitzen.

Wenden wir uns nunmehr zu der Betrachtung des Parenchyms.

Auf Längsschnitten durch Scolex und Zwischenstück mit einem Theil der Blase oder auch, je nach der Grösse der Objecte, auf Schnitten durch das ganze Thier sieht man das Innere desselben von einem reichen Maschenwerk angefüllt, in welches die andern Organe eingebettet liegen.

Dasselbe enthält allenthalben grössere und kleinere Hohlräume, welche bisweilen, je nach ihrer Lage, Kalkkörperchen, zum grössten Theil aber eine sich kaum färbende Flüssigkeit enthalten.

Das Maschenwerk selbst wird durch feine, in den Präparaten zart gefärbte Lamellen gebildet. In demselben sind überall Zellen suspendirt, welche mit ihren Ausläufern das ganze Gewebe durchsetzen und mit einander anastomosiren (Fig. 1, 3—7, 9a).

Es sind die Parenchymzellen, welche in ihrem Verlauf das sie umgebende Gewebe, die Zwischensubstanz, abgeschieden haben. Dieselbe umhüllt allenthalben die Muskelfasern, so dass diese wie in dasselbe eingebettet erscheinen, verleiht ihnen so einen festern Halt und erhält sie in ihrer Lage.

Die einzelnen Lamellen dringen auch zwischen die Epithelzellen hindurch und bilden, der Cuticula eng anliegend, eine Membran, die Basalmembran.

Dieselbe stellt eine homogene, schmale, vom Scolex nach der Blase zu an Stärke abnehmende Schicht dar, in welche das feine Maschenwerk des Parenchyms übergeht.

Ein eigenartiges Bild gewährt dieselbe, wie bereits kurz erwähnt, bei Behandlung mit der WEIGERT'schen Fibrinfärbung. Besonders quer getroffene Stellen lassen dann dieselbe wie von feinsten Canälen durch-

zogen erscheinen. Es sind dies die Durchtrittsstellen der Köpfe der Epithelzellen, welche ungefärbt bleiben.

Die zwischen den Epithelzellen verlaufenden Bälkchen des Bindegewebes zeigen, je nach der Region des Blasenwurms, in welcher wir sie beobachten, ein bestimmtes, von der Norm abweichendes Aussehen. Während wir im Zwischenstück genau denselben feinen, lang gestreckten Verlauf beobachten, wie ihn BLOCHMANN bereits bei den Tänien feststellte, ist dies in der Blase nicht der Fall. Hier ist das Bindegewebe überhaupt nicht so grossmaschig wie im Zwischenstück, und die Epithelzellen haben auch, wie bereits beschrieben, eine andere Gestalt angenommen.

Vor allem übt die Gestalt der Epithelzellen, ob lang gestreckt, ob rundlich, einen wesentlichen Einfluss auf die Gestalt der zwischen ihnen verlaufenden Bindegewebslamellen in den einzelnen Körperabschnitten aus. Für die variirende Gestalt der in die Basalmembran übergehenden Bindegewebslamellen der Blasenwand bleibt aber ausser der Umgestaltung der Epithelzellen auch der auf dieselbe constant ausgeführte Druck des Blaseninhalts nicht ohne Einwirkung.

In das Parenchym sind, wie bereits kurz erwähnt, auch die für alle Cestoden so charakteristischen Kalkkörperchen eingelagert, an deren Peripherie — wie man sich an Präparaten überzeugen kann — man stets noch einen Rest von der sie bildenden Zelle vorfindet.

Ihr Vorkommen in den einzelnen Körperregionen der Blasenwürmer scheint sehr zu wechseln. Während man dieselben beispielsweise bei *Cysticercus tenuicollis*, wie bekannt, im Scolex und Zwischenstück sowie der Uebergangszone in die Blase ziemlich häufig findet, sind sie gerade in diesen Theilen bei *Cysticercus fasciolaris* spärlich. Fast nie trifft man sie in der Blasenwand bei erst genannter Form, häufig dagegen in derjenigen von *Cysticercus fasciolaris*.

Dieselben Differenzen scheinen auch in ihren Grössenverhältnissen und ihrer Form zu bestehen.

Bei *Cysticercus tenuicollis* ist mir ein nennenswerther Unterschied zwischen der Grösse der Kalkkörperchen der Blase und denen der übrigen Theile nicht aufgefallen, während bei *Cysticercus fasciolaris* die Kalkkörperchen der Blasenwand um ein wenig grösser sind als die im Scolex und Zwischenstück. Ihre Form ist meist ellipsoid, doch hat *Cysticercus tenuicollis* auch fast kugelige Kalkkörperchen.

Diese Beobachtungen stimmen völlig mit den bereits vor Jahren von LEUCKART bei Blasenwürmern gemachten überein. WAGENER hin-

gegen spricht der Blasenwand von *Cysticercus tenuicollis* und *fasciolaris* überhaupt die Kalkkörperchen ab. v. LINSTOW beobachtete bei *Cysticercus Taeniae hamanni* auch keine. VOGEL, der auch *Cysticercus fasciolaris* untersuchte, fand, dass die Kalkkörperchen in der Blase in grösserer Menge vorhanden waren als im Scolex, was auch mit meinen Befunden übereinstimmt. In Bezug auf ihre Grössendifferenz sind aber unsere Beobachtungen verschiedene, da er die der Blase als merklich kleiner als die in den andern Abschnitten darstellt.

Dieselben Beobachtungen wie ich machte auch PINTNER an der Larve von *Tetrarhynchus smaridum*.

Vergleichen wir nun mit Obigem die vermittels der vitalen Methylblaufärbung in der Blasenwand erhaltenen Resultate. Dieselbe giebt auch für die Erkenntniss des feinern Baus des Parenchyms der Blasenwürmer nicht zu unterschätzende Aufschlüsse.

Die einzelnen völlig imprägnirten Parenchymzellen, welche einen grossen ovalen Kern besitzen, zeigen auch hier eine weit verzweigte polymorphe Gestalt, ähnlich wie multipolare Ganglienzellen. Ihre nach allen Seiten auslaufenden Fortsätze, die sich wiederum verzweigen und anastomosiren können (Fig. 9a), bilden das reichste Netzwerk.

Welch ungeheure Ausdehnung solche Fortsätze haben können, zeigt Fig. 9b, und es mag diese Erscheinung wohl durch die grosse Ausdehnung der Blase bei *Cysticercus tenuicollis* bedingt sein.

In Fig. 10 sieht man besonders einen Fortsatz der in der Nähe einer Muskelfaser liegenden Parenchymzelle dieser zustreben, an ihr umbiegen und sie eine ziemliche Strecke weit begleiten, genau so, wie dies schon an den Parenchymzellen der Tänien beobachtet wurde.

Einen besondern Schutz für die Blase scheinen, wie ich stellenweise beobachten konnte, an ihrer Innenseite durch ihre Ausläufer fest mit einander verbundene Parenchymzellen zu bilden (Fig. 11). Dieselben stellen durch ihren reticulären Zusammenschluss eine wirksame Stütze für die Blasenwand gegen den Blaseninhalt her.

Vergleichen wir mit diesen Befunden die Darstellungen anderer Autoren über das Parenchym der Blasenwürmer. Auch über dieses Gewebe der Cysticerken sind die Angaben ebenso spärlich als verschieden. LEUCKART lässt die Grundsubstanz des sich entwickelnden Blasenwurms zunächst aus einer dicht gedrängten Zellenmasse bestehen, deren Zellen sich nach zweierlei Richtungen hin differenziren. Die einen behalten ihre ursprüngliche, indifferente Form, während die andern sich verästeln und zu einem Reticulum zusammentreten.

In der Blasenwand soll die zellige Grundsubstanz bei manchen Arten von Blasenwürmern sogar fast völlig von der Blasenflüssigkeit vernichtet worden sein, so dass dieselbe schliesslich nur noch aus der sog. „Rindenschicht“ bestehe. Eine besondere Grenzschicht sei in diesen Fällen nicht vorhanden gewesen, vielmehr sei die Innenfläche der subcuticularen Rindensubstanz selbst von der Flüssigkeit bespült worden.

BRAUN schliesst sich dieser letzten Ansicht an. Er schreibt über die Structur der Wand der Mutterblase wörtlich: „Ihre Oberfläche ist von einer mehr oder weniger dicken Cuticula überzogen, während die übrige Masse ein Parenchym darstellt, das von Muskelfasern und Excretionscanälen durchzogen wird und Kalkkörperchen in der Regel nicht enthält. Eine scharfe Abgrenzung gegen den Blasenhohlraum existirt nicht, vielmehr scheint während des ganzen Lebens ein Einschmelzen von Gewebe an der Innenfläche stattzufinden.“

Im Gegensatz zu diesen Autoren machte BOTT bei dem von ihm untersuchten *Cysticercus* die Beobachtung, dass die Innenfläche durch eine dichtere Verfilzung des Gewebes den Abschluss gegen den Blasen-hohlraum herstelle. Er berichtet des weitern: „Das Parenchym lässt das von BLOCHMANN genauer beschriebene Maschenwerk mit spärlich eingestreuten Zellen erkennen. Letztere zeigen die Form multipolarer Ganglienzellen; ihre Ausläufer gehen, indem sie sich verästeln und mit einander anastomosiren, continuirlich in das Faserwerk der Grundsubstanz über, so dass an meinen Präparaten eine Scheidung zwischen beiderlei Bildungen nicht möglich ist.“

Was zunächst die Ansichten LEUCKART's und BRAUN's anbetrifft, so habe ich bereits darauf hingewiesen, dass ich stellenweise einen reticulären Zusammenschluss der Parenchymzellen und einen Abschluss gegen des Blaseninnere beobachten konnte und darin mit BOTT übereinstimme. Dass aber eine Scheidung von Grundsubstanz und Parenchymzellen, wie sie BOTT bezweifelt, nicht nur besteht, sondern auch nachzuweisen möglich ist, beweisen die Resultate der oben geschilderten vitalen Methylenblaufärbungen, bei welcher sich nur die Zellen färben, die Grundsubstanz aber ungefärbt bleibt und wodurch die Richtigkeit meiner Behauptungen erhärtet wird. PINTNER lässt das ganze Innere des Larvenkörpers von *Tetrarhynchus smaridum* von einem ziemlich grossmaschigem Parenchym durchaus gleichmässig erfüllt sein und weist auf die grosse Uebereinstimmung desselben mit dem Parenchym der Cestoden hin. Er findet dasselbe besonders gross-

maschig im Vergleich zu dem des Scolex, was er auf die Grössendifferenz der in ihm vorhandenen Kalkkörperchen zurückführt. Dass man mit dieser Erklärung allein nicht auskommt, geht schon daraus hervor, dass manche Arten in der Blase beispielsweise keine, resp. verschwindend wenig Kalkkörperchen besitzen. Die Grössendifferenz der Maschen scheint eben bei den einzelnen Arten eine sehr verschiedene zu sein und mit den jeweiligen besondern Bedingungen in Zusammenhang zu stehen.

Ich fasse die von mir über das Bindegewebe gemachten Beobachtungen nochmals kurz zusammen:

Das Parenchym der Blasenwürmer besteht aus zahlreichen, ausserordentlich reich verästelten Zellen, welche in ihrer Gestalt multipolaren Ganglienzellen ähneln. Dieselben scheiden in ihrem Verlauf die Zwischensubstanz ab, welche alle Organe umgiebt und stützt und die Gestalt von feinen Bälkchen und Lamellen besitzt, welche ein complicirtes Maschenwerk bilden. Diese Maschen sind mit einer kaum färbbaren Flüssigkeit angefüllt, und in sie sind auch die Kalkkörperchen eingelagert, an welchen sich stets noch der Rest ihrer Bildungszelle erkennen lässt.

In seinem äussern Theil bildet das Parenchym die Basalmembran, welche der Cuticula eng anliegt. In sie verlaufen die feineren Lamellen, welche sich zwischen den Epithelzellen und der Musculatur befinden und nach ihr hinziehen. An der Innenwand der Blase sind die Parenchymzellen enger zusammengetreten und bilden so ein Netz zum Schutz der Wand gegen Zerfall von innen.

Obgleich es eigentlich nicht in meiner Absicht lag, die Musculatur der Blasenwürmer einer nähern Untersuchung zu unterziehen, ich mich vielmehr auf das Studium des Epithels und Parenchyms beschränken wollte, so wurde ich doch durch die verschiedensten Beobachtungen, welche ich an Methylenblaupräparaten und Längsschnitten machte, dazu veranlasst, auch auf sie einzugehen. Ich werde mich aber lediglich auf die Angabe der von mir auf diesem Gebiete gemachten Befunde beschränken.

Bei den Blasenwürmern finden sich dieselben Muskelsysteme wie bei den Tänien.

Die äussere Muskellage, welche in der Blase erheblich schwächer ist als im Zwischenstück, besteht aus den dicht unter der Cuticula verlaufenden Ringmuskeln, auf welche nach innen direct die Längsmusculatur folgt.

Die einzelnen Ringmuskelfasern, welche in ihrer Gesammtheit ein

vollständiges, circuläres Fibrillensystem darstellen, umspinnen bald einzeln, bald zu Bündeln vereinigt, welche sich wiederum auflösen und neu bilden, die ganze Blase, so dass dadurch ein reiches Netzwerk zu Stande kommt (Fig. 12).

Die auf sie folgenden Fibrillen der Längsmusculatur zeigen einen mehr gewundenen Verlauf. Sie ziehen, theils einzeln, theils zu mehreren verbunden, neben einander her und lösen wiederum ihre Verbände, um sich zu neuen zu vereinigen.

Das innere System besteht aus einer ziemlich stark entwickelten Längsmuskellage und der Transversalmusculatur.

Während die letztere sich auch in die Blasenwand fortsetzt, lösen sich die Muskelbündel der erstern beim Uebergang in die Blase auf und gehen nicht mit in dieselbe über. Die Dorsoventralmusculatur verhält sich ebenso wie die innere Längsmusculatur. Sie ist nur im sog. „Wurmleib“ vorhanden und zeigt denselben Verlauf wie bei den Tänien, nur dass sie hier schwächer entwickelt ist.

Von der Ring- und Längsmusculatur erregten vor allem die Muskelzellen sowie andere mit ihnen im Zusammenhang stehenden Organe meine besondere Aufmerksamkeit, und zwar studirte ich sie in der Blase von *Cysticercus tenuicollis* mit Methylenblau.

Die Myoblasten oder SOMMER-LANDOIS'schen Zellen liegen bei der eben genannten Ring- und Längsmusculatur den Muskelfasern niemals eng an, sondern sind durch einen oder mehrere, längere oder kürzere Fortsätze von verschiedener Stärke mit diesen verbunden. Die Zellen selbst, welche die verschiedenartigste Gestalt besitzen können, bestehen aus einem fein granulirten Protoplasma, in welchem mir feine, dunkle Körnerzüge auffielen.

Dieselben umlagern besonders den Zellkern, dessen Inhalt sich meistens von der Kernmembran abgehoben hat, und ziehen von hier aus durch das Plasma nach dem Ansatzpunkt der Zelle an die Fibrille hin (Fig. 13).

Diese Structuren beobachtete ich an sämtlichen Myoblasten dieser Muskelsysteme, auch wenn dieselben mehrere Muskelfasern erzeugten (Fig. 14 u. 15). ZERNECKE fand die letztere Erscheinung ja bereits in der Blasenwand von *Cysticercus pisiformis*, wo dieselbe Regel sein soll.

Ein weiteres, eigenthümliches Verhalten zeigen die Myoblasten, welche an einer oder sogar zwei Seiten helle, blasenartige Hohlräume einschliessen (Fig. 16 u. 17) oder von solchen umschlossen werden (Fig. 18 u. 19).

Ich halte dieselben für Flüssigkeitsansammlungen, welche theils im Protoplasma der Zelle selbst, theils in dem sie umgebenden Parenchym sich befinden.

Ferner beobachtet man, von den Muskelzellen ausgehend, kuglige, enger oder weiter hinter einander gereihte Gebilde: Varicositäten. Dieselben lassen sich, von der Zelle ausgehend, meist über grosse Strecken hin in das Parenchym hinein verfolgen, wo sie in einer fein granulirten Zelle, einer Ganglienzelle, endigen und eine Eigenthümlichkeit der absterbenden Nervenfasern sind (Fig. 20).

An dieser Stelle sei gleich noch erwähnt, dass die Innervirung der einzelnen Muskelfasern durch Verbindung ihrer Myoblasten mit den Nervenfasern stattfindet (Fig. 21) oder auch, wie Fig. 22 zeigt, durch directen Uebergang der Nervenfortsätze in die Substanz der Faser selbst.

Des weitern zeigten sich Verbindungen zwischen den einzelnen Muskelfasern (Fig. 23 u. 27). Von denen stellen dieselben in Fig. 23 Bänder her, welche ziemlich lang und breit sind und sich von Strecke zu Strecke wiederholen. An den einzelnen Fibrillen sind ausserdem noch Verdickungen mit feiner Längsstreifung zu beobachten, welche als Contractionen zu betrachten sind.

Die Transversalmuskelfasern, denen, wie ZERNECKE bereits feststellte, die Muskelzelle stets direct anliegt (Fig. 24), liegen gewöhnlich zu mehreren bei einander (Fig. 25), und ich konnte besonders über ihren feinern Bau folgende Beobachtungen machen.

Betrachtet man eine einzelne Faser mit stärkster Vergrösserung, so sieht man die eigenartigsten Muskelgebilde. Dieselben besitzen nicht nur an ihren Enden, sondern auch an jeder beliebigen Stelle flächenhafte, sich wiederum theilende und in feine Spitzen auslaufende Verzweigungen, so dass eine einzige Fibrille eine sehr grosse Zahl von Ausläufern resp. Enden besitzt.

Fig. 26 stellt eine solche Endigung bei stärkster Vergrösserung dar, und es spricht wohl schon dieser kleine Theil genügsam für die eigenartige Beschaffenheit dieser Muskelfasern.

Ferner will ich an dieser Stelle gleich noch erwähnen, dass es mir mit Hülfe der vitalen Methylenblaufärbung gelang, jene bekanntlich auch bei Tánien vorkommenden Sinneszellen auch in der Blasenwand von *Cysticercus tenuicollis* nachzuweisen. Dieselben sind allerdings ziemlich spärlich vorhanden oder haben sich nur sehr selten gefärbt und zeigen die in Fig. 28 dargestellte Gestalt.

Vergleicht man diesen Befund mit den Angaben VOGEL's und

RAUM's, dass nämlich dem *Cysticercus fasciolaris* sowohl in der Blasenwand als den übrigen Abschnitten die Ringmusculatur fehle, so dürften letztere wohl genügend widerlegt sein.

VOGEL lässt überhaupt zwischen Cuticula und Subcuticula gar keine Musculatur bestehen, sondern auf die Subcuticula eine schwache äussere Längsmuskelschicht, darauf Bindegewebe mit sehr zahlreichen Kalkkörperchen und dann die innere, starke Längsmuskellage folgen.

Schon die Beobachtung der lebenden Thiere, die peristaltischen Contractionen des ganzen Blasenwurms, welche ja nur durch Muskeln erzeugt werden können, sprechen doch genügsam für das Vorhandensein von Musculatur.

Ich selbst habe mich an Schnitten von *Cysticercus fasciolaris* davon überzeugt, dass diese Form auch in dieser Hinsicht absolut keine Sonderstellung einnimmt, sondern die gleichen Verhältnisse zeigt wie *Cysticercus tenuicollis*.

---

### Literaturverzeichniss.

---

- 1) BLOCHMANN, F., Ueber freie Nervenendigungen und Sinneszellen bei Bandwürmern, in: Biol. Ctrbl., V. 15, 1895.
- 2) —, Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden, Hamburg 1896.
- 3) BOTT, A., Ueber einen durch Knospung sich vermehrenden Cysticercus aus dem Maulwurf, in: Z. wiss. Zool., V. 43, 1897.
- 4) BRAUN, M., Würmer, in: BRONN, Class. Ordn. Thierreich, V. 5, Abth. 4, 31.—37. Lief.
- 5) —, Die thierischen Parasiten des Menschen, 2. Aufl., 1895.
- 6) CUÉNOT, L., Études morphologiques sur les Echinodermes, in: Arch. Biol., V. 11, 1891.
- 7) HAMANN, O., Beiträge zur Histologie der Echinodermen, Heft 1 u. 4, Jena 1884, 1889.
- 8) LEUCKART, R., Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herührenden Krankheiten, 2. Aufl., V. 1, Lief. 2, 3, Leipzig 1881/86.
- 9) v. LINSTOW, Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Tänien, in: Arch. mikr. Anat., V. 42, 1893.
- 10) —, Beobachtungen an Helminthenlarven, *ibid.* V. 39, 1892.
- 11) PINTNER, P., Untersuchungen über den feinern Bau des Bandwurmkörpers mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 3, 1881.
- 12) —, Neue Untersuchungen über den feinern Bau des Cestodenkörpers, *ibid.* V. 8, 1889.
- 13) —, Studien an Tetrarhynchen nebst Beobachtungen an andern Bandwürmern, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math. nat. Cl., V. 102, Abth. 1.
- 14) RAUM, JOH., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cysticerken, Inaug.-Diss., Dorpat 1883.
- 15) RINDFLEISCH, E., Zur Histologie der Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 37, 1882.
- 16) SCHUBERG, A., Beiträge zur Histologie der männlichen Geschlechtsorgane von Hirudo und Aulastomum, nebst einigen Bemerkungen zur Epithelfrage bei den Plattwürmern, in: Z. wiss. Zool., V. 66, 1.

- 17) STEUDENER, F., Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden, in: Abh. naturf. Ges. Halle, V. 13, 1877.
  - 18) VOGEL, L., Ueber Bau und Entwicklung des *Cysticercus fasciolaris*, Inaug.-Diss., Erlangen 1888.
  - 19) WAGENER, G. R., Die Entwicklung der Cestoden nach eigenen Untersuchungen, in: Verh. Leop. Carol. Akad. Naturf., V. 24, Suppl., Breslau-Bonn 1854.
  - 20) ZERNECKE, E., Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat. Inaug.-Dissert., Rostock 1895.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Die Figg. 8—10, 12—28 sind nach vitalen Methylenblaufärbungen der Blasenwand von *Cysticercus tenuicollis* gezeichnet und zwar, mit Ausnahme von Fig. 12 und 25, welche mit Obj. 8, Oc. 3 gezeichnet sind, mit Oelimm. 2 mm, A. 130, Oc. 3.

Die Figg. 1—4 beziehen sich auf *Cysticercus fasciolaris*, die übrigen auf *Cysticercus tenuicollis*. Sämmtliche sind mit Oelimm. Oc. 3 gezeichnet. Die Figg. 1, 3—7 stellen nur die „Rindenschicht“ mit einem kleinen Theil des Parenchyms dar.

### Buchstabenbezeichnung.

<i>Bm</i> Basalmembran	<i>M. B</i> Myoblast
<i>B. W</i> Blasenwand	<i>N. E</i> Nervenendigung
<i>Cu</i> Cuticula	<i>P. Z</i> Parenchymzelle
<i>E. Z</i> Epithelzelle	<i>R. M</i> äussere Ringmusculatur
<i>G. Z</i> Ganglienzelle	<i>S. Z</i> Sinneszelle
<i>I. L</i> innere Längsmusculatur	<i>S. Z. E</i> Sinneszellenendigung
<i>K. K</i> Kalkkörperchen	<i>T. M</i> Transversalmuskel.
<i>L. M</i> äussere Längsmusculatur	

### Tafel 29.

Fig. 1. Längsschnitt durch den obern Theil des Zwischenstücks dicht am Scolex von *Cysticercus fasciolaris*. Toluidin. *E. Z. F* Epithelzellenfortsatz, *H* Härchen, *Z. S* Zwischensubstanz, Maschenwerk, Lamellen.

Fig. 2. Cuticula der Blasenwand von *C. fasciolaris*; a) mit blasenartigen Hohlräumen *Bl*, b) mit feinen Körnchen *Kn*. Eosin-Eisen-Hämatoxylin.

Fig. 3. Längsschnitt durch die Uebergangszone des Zwischenstücks in die Blase von *C. fasciolaris*. Toluidin.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Blasenwand von *C. fasciolaris*. Toluidin. *E. Z. F* Epithelzellen-Fortsatz-Ausläufer.

Fig. 5. Längsschnitt durch den obern Theil des Zwischenstücks dicht am Scolex von *C. tenuicollis*. Eosin-Eisen-Hämatoxylin. *E. Z. F* Epithelzellenfortsatz, *H* Härchen, *Z. S* Zwischensubstanz, Maschenwerk, Lamellen.

Fig. 6. Längsschnitt durch die Uebergangszone des Zwischenstücks in die Blasenwand von *C. tenuicollis*. Toluidin.

Fig. 7a u. b. Längsschnitte durch die Blasenwand von *C. tenuicollis*. Toluidin. *E. Z. F* Epithel-Zell-Fortsatz.

Fig. 8a u. b. Epithelzellen der Blasenwand von *C. tenuicollis*. Vitale Methylenblaufärbung. *K* Kern, *Kp* Kernkörperchen.

Fig. 9a. Zwei Parenchymzellen in Anastomose. *P. F* Parenchymzellenfortsatz. Fig. 9b. Parenchymzelle mit langem Fortsatz.

Fig. 10. Parenchymzelle eine Längsmuskelfaser begleitend.

Fig. 11. Längsschnitt durch einen Theil der Blasenwand von *C. tenuicollis*. Innenseite mit eng verbundenen Parenchymzellen. Eosin-Eisen-Hämatoxylin.

Fig. 12. Flächenansicht eines Theils der Blasenwand; von der Unterseite aus gesehen. Ring- und Längsmusculatur. Obj. 8, Oc. 3.

Fig. 13. Ringmuskelfibrillen mit Myoblast. *K. Z* Körnerzüge, *K* Kern.

Fig. 14. Myoblast mit den von ihm erzeugten Ringmuskelfasern. *K. Z* Körnerzüge.

### Tafel 30.

Fig. 15. Myoblast mit zwei von ihm erzeugten Längsmuskelfibrillen.

Fig. 16. Myoblast mit blasenartigen Hohlräumen (*Bh*) an einer Seite.

Fig. 17. Myoblast mit blasenartigen Hohlräumen an zwei Seiten.

Fig. 18. Myoblast (dunkel), welcher von einem Hohlraum blasenartig umschlossen wird; dasselbe verschwindet nach dem Ansatzpunkt an die Muskelfibrille hin. *Bh* blasenartiger Hohlraum, *M. A* Muskelansatz.

Fig. 19. Myoblast, bei welchem *bl* Hohlraum bis an die Muskelfibrille reicht.

Fig. 20. Ringmuskelfaser in Verbindung mit Ganglienzelle; dieselbe wird durch den Myoblasten hergestellt. *V* Varicosität.

Fig. 21. Seitliche Endigung einer Nervenfaser in einen Myoblasten.

Fig. 22. Ringmuskelfaser, deren Innervation direct in Fasern erfolgt. *N. F* Nervenfortsatz.

Fig. 23. Ringmuskelfasern mit Verdickungen, durch Bänder (*B*) verbunden. *V* Verdickungen, Contractionen.

Fig. 24. Transversalmuskelfibrille mit Myoblast.

Fig. 25. Transversalmuskeln. Flächenansicht. Obj. 8, Oc. 2.

Fig. 26. Endigung einer Transversalmuskelfaser.

Fig. 27. Anastomose zwischen zwei Ringmuskelfasern. *V* Verbindung.

Fig. 28. Sinneszelle mit zwei verschiedenen Endigungen.

*Nachdruck verboten.*  
*Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# The Anatomy of *Lucapina crenulata* Gray.

By

**J. F. Illingworth.**

---

With plates 31—33 and 15 figures in text.

The present work was begun at the Leland Stanford Jr. University in September of 1900, and carried on with other studies through the following two semesters. A part of the time, spent at the Hopkins Seaside Laboratory, gave an excellent opportunity for the study of the living animals. This Laboratory is situated on the Monterey Bay at Pacific Grove, about one hundred and twenty miles south of San Francisco. The character of the coast at this place is most favorable for a marine laboratory. It is of a coarse granite formation, presenting many rocky points, with small inlets and tide pools between them, whose sheltered waters abound in living forms, both plant and animal. It was here that the material described in the following pages was collected.

I take this opportunity to express my appreciation to the Directors of the Hopkins Laboratory, Professors O. P. JENKINS and C. H. GILBERT, for the privileges of the Laboratory, which were so freely extended to me. Especially am I indebted to Dr. HAROLD HEATH, both for pointing out this problem to me, and for the counsel and kindly assistance that he offered me at all times.

**Methods.** *Lucapina* is found in sheltered places along the coast from Monterey to San Diego usually where the seaweed grows abundantly. These animals are seldom found above low-water mark, but live usually just below this limit, often extending out to depths of fifteen or twenty feet. They are pulled off the bottom by means of a long pole with a blunt hook on the end which is pushed under the edge of the mantle.

For the study of the vascular system, several injection fluids were used. With material which had been preserved in alcohol, good results were obtained by injecting the alcoholic stains, haematoxylin, borax-carmine etc. An advantage of these stains is that the color enters the wall of the blood vessels quickly, and diffuses into the capillaries mixing with the alcohol already there. When a limited quantity of dilute stain is used all the color enters the walls in a few minutes, and the free alcohol may be run out. The stain penetrates only a short distance into the coat of the blood vessel, sharply differentiating it from the surrounding tissue. I have found only one injection mass that works well on fresh material. This is a plaster-of-paris mixture. It is made as follows: A tablespoonful of plaster is mixed with about one-half a cup of water together with a little alcohol to keep the plaster from setting too quickly and enough carmine solution to color it a bright pink. This mixture must be made just before using and stirred constantly or the plaster will settle to the bottom and harden. The different injection masses that depend upon gelatin or glue for a hardening agent do not work well in tissues containing so much water. I have found them very unsatisfactory, as they run out of the vessels too easily. The arterial system of *Lucapina* was injected from two places, the ventricle and the buccal sinus. The walls of the ventricle and aorta are so thin that only a slight pressure can be applied to the injection mass, but by proceeding slowly the three branches of the aorta with their capillaries were filled. The pedal and mantle arteries were injected from the head sinus. Previous to injection the animals were allowed to remain in stale sea-water for several hours in order that they might be handled without the violent contraction that necessarily follows any operation on the normal specimen. In order to inject the venous circulation the anterior part of the mantle was turned back, exposing the ctenidia, and a slight incision was made in the afferent sinus of one of these and the mass forced into it with a syringe. This one injection fills the whole venous circulation if sufficient force be applied.

The material for general dissection and for histological work was killed, as fresh as possible, by injecting VAN GEHUCHTEN'S fluid into the vascular system. An opening was made into the buccal sinus, from the under side of the neck, in the angle where it joins the foot (Fig. 11 O). This can only be done by seizing the animal while extended. A pipette with a rubber tube attached to the upper end was quickly pushed into the cut, and held in place so that it would not

be thrown out during contraction. An injection bulb filled with the fluid was then attached to the rubber tube, and the whole circulatory system filled. The animal is hardened in a few seconds by this method, and every organ is found to be in perfect condition. VAN GEHUCHTEN's formula is as follows:

absolute alcohol	60 parts.
chloroform	30 parts.
glacial acetic acid	10 parts.

The alcohol used in this mixture was the ordinary commercial quality, about 95%, and I believe the results were practically the same as those where the absolute was used.

Molluscs injected with VAN GEHUCHTEN's fluid are excellent for dissecting out the larger nerves. The muscular tissues are whitened, while the nerve fibers are apparently unchanged, having the yellowish tint characteristic of the fresh specimen. The histological structure of the ganglia come out well with this method of fixing, the cells being in perfect condition. Soon after the animals were injected, they were placed in 70% alcohol for several hours, then transferred to 85%, where they were left until ready to use.

For the dissection of the finer nerve branches, the specimens were injected with a 5 to 10% solution of nitric acid, the method of injection being similar to that for VAN GEHUCHTEN's fluid given above. They were then put into acid of the same strength for an hour or more, when the shell removed with comparative ease, leaving the surrounding muscles unbroken. A small amount of fresh acid was added to compensate for that neutralized by the shell. The animals are best kept in glass jars while macerating, as light seems to be an important agent in turning the muscles yellow. My best results were obtained by putting the specimens in strong light, where they were allowed to remain for a month or more, that is until the tough muscles of the mantle and foot could be dissected with the tweezers. I find that a low per cent acid gives much better results than a higher one. Of course the maceration is slower but the nerve fibers come out in a much firmer condition. Under this method of treatment the muscular tissues are yellow, while the nerves are lighter colored.

For nerve dissecting I have found a little device, which I fitted up in the laboratory, of the greatest assistance. By means of a small rubber tube of considerable length a glass tube is connected with the hydrant. The end of the nozzle is drawn out into a capillary tube with a bevelled point, whose sharpened extremity is used like a dis-

secting needle. The little stream of water carries away each bit as it is dissected off, and if the force is not too strong the nerve fibers are not disturbed. The force of the jet is easily controlled by regulating the hydrant.

**External features.** The shell (Fig. A) is irregularly oval in general outline, presenting the appearance of a symmetrical, flattened dome, with the apical fissure nearer the anterior end. This fissure is oval, conforming in shape to the outline of the shell. The edge of the shell is finely crenated, and small furrows run from fine marginal notches to the apical opening. The successive lines of growth

Fig. A.

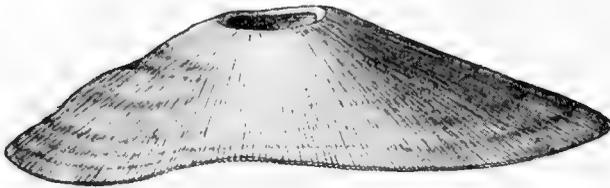
Fig. A. Shell of *Lucapina crenulata*.

Fig. B. Dorsal view of the animal. Drawn from a slightly contracted specimen.

Fig. C. Ventral side of the same specimen.

Fig. B.

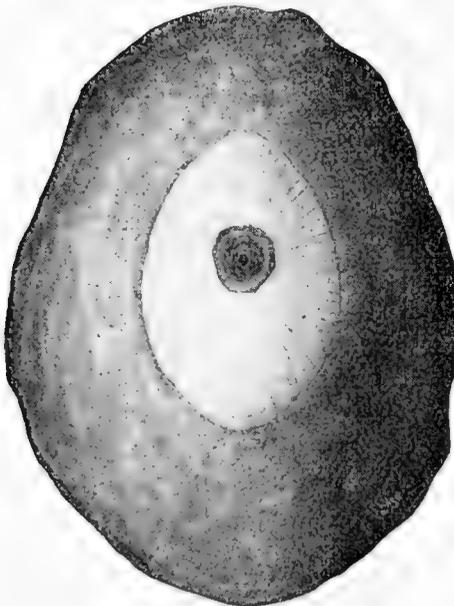
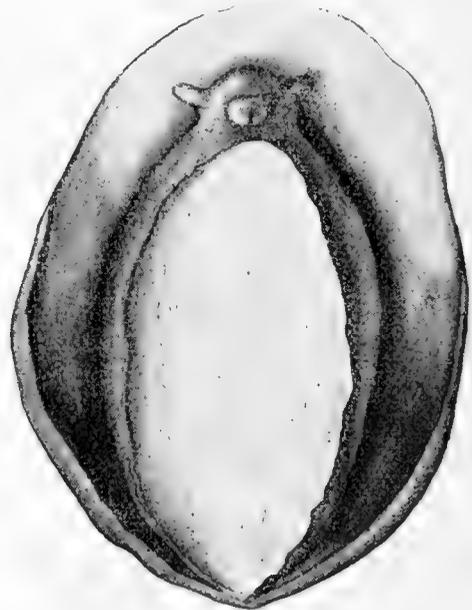


Fig. C.



are usually well marked running parallel to the border. The inside is very smooth and pearly white. Near the apical opening, there is a thickened part, irregular in outline surrounding the fissure, which uneven surface serves as an attachment for the muscles of the mantle fissure. The shell during life remains almost hidden in the mantle covering. When the animal is disturbed, however, the mantle is con-

tracted so that almost the whole shell is exposed. The mantle covers almost the whole animal, coming down close on the sides of the foot when contracted. Its external coat is black and quite smooth, the rough appearance in contracted specimens being caused by the folds of the pigmented epithelium. The under side is light colored and also very smooth. At the margin of the shell, the tissue is particularly vascular, and the shell matrix shows a series of indentations, into which the little projections of the shell fit. The whole mantle is very spongy, little streams of water jetting out when a slight pressure is applied. While at the Hopkins Seaside Laboratory I had an excellent opportunity to study the movements of the living animals. The anterior part of the mantle was often thrown up and back while the animals were moving about. This gave a freer access to the light, and the ctenidia were exposed for about one-half their length. Evidently this part of the mantle is much more sensitive than other regions, and we shall see a reason for it when we examine the nerves.

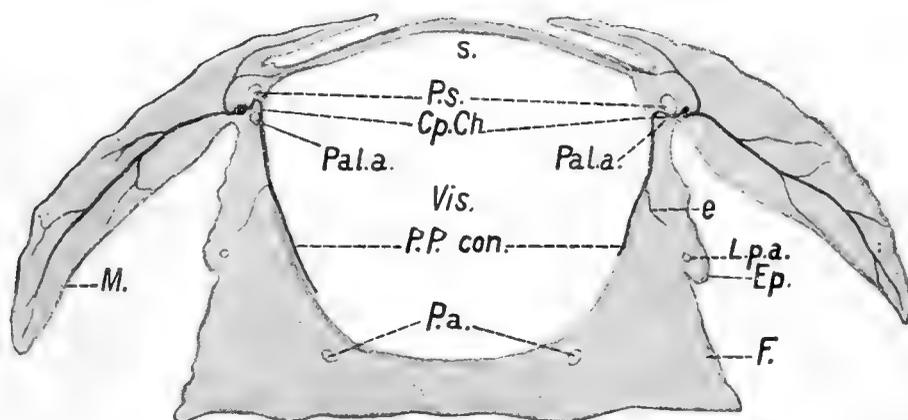


Fig. D. Median cross-section of *Lucapina* (posterior view, ideal section). *Ep* epipodium, *F* foot, *L.p.a* lateral pedal artery, *M* mantle, *P.a* pedal artery, *Pal.a* pallial artery, *P.P.con* pallio-pleural connective, *P.s* pallial sinus, *S* position of shell, *Cp.Ch* circumpallial chord or mantle ring nerve, *Vis* visceral cavity, *e* epipodial nerve.

The epipodium in *Lucapina* is very rudimentary, and scarcely shows at all in some individuals. In a contracted specimen, however, there will be seen a slightly protruding papillate ridge, about midway between the attachment of the mantle and the lower surface of the foot (Fig. D *Ep*). It is more prominent on the sides than anywhere else. We shall see by tracing the nerves that this is undoubtedly a rudimentary epipodium.

The foot is a broad, flat oval surface (Fig. C), well supplied with mucous glands, which enable the animal to adhere very closely to the

object on which it is moving. In the laboratory they crawl up the perpendicular glass sides of the aquarium, and it requires considerable force to displace them. The foot, like the mantle, is exceedingly vascular, and many of the capillaries extend so near to the exterior surface that the injection mass may break through if too much pressure is applied. The crawling surface is almost an orange yellow during life, while the sides of the foot as far up as the epipodium are black, resembling in general appearance the outside of the mantle.

The head, well marked in this genus, is attached to the body by a short, broad neck, and both, like other exposed portions of the body, have the dark coloring. On the anterior lateral angles of the head are the tentacles (Plate 31, Fig. 1 *T*), which are very contractile and in preserved material are seldom more than one-half their normal length. At the base of each and just back of it is found the ocular tentacle or tubercle (Fig. 1 *E*). Both of the latter are very dark colored, but by pushing the tubercle back, a small, whitish patch will be seen on the surface toward the tentacle, and almost at the bottom of the angle between them. This is the unpigmented layer over the eye, which is better seen in sections of this part. On the ventral anterior part of the head is the mouth (Fig. 11 *Mo*) surrounded by the slightly protrusible lips upon whose inner edge there is a fringe of brush-like projections (Fig. 11 *ta*) with their distal ends finely divided into almost hair-like branches. The chitinous jaws can seldom be seen from the outside as they are withdrawn between the lips, except when the animal is feeding.

**Digestive system.** The jaws (Fig. 11 *J*) are rather soft compared with many other gastropods. They are situated on the sides of the oral opening and are connected at their anterior edges by muscular fibers which attach to the wall of the upper lip. Their posterior edges are free and more chitinous. They work in opposition to the radula, the food passing between them. Above and in front of the oral cavity are the yellowish sugar glands (Fig. 6 *Sg*), which empty their secretion into the anterior part of the mouth, where it is mixed with the food in the process of trituration. On the anterior floor of the mouth cavity a short piece of the radula is seen (Fig. 6 *Rad*), which extends into the radula tube which runs beneath the floor. Back of this a long tongue-like or palp-like projection (Fig. 6 *Lp*) extends to the opening into the pharynx. The roof of the mouth terminates in a similar palp-like organ (*Up*). These elevations by

slight contraction are able to close the opening between the mouth and pharynx.

At the same time the split-like apertures on each side of the lower projection open, giving free access to the great cavities between the digestive glands. I have not been able to determine whether the food enters these cavities in this way or not but I think it does as there is open communication into them.

The anterior part of the radula has a thin cartilage-like wing on each side (Fig. E, 5, *Rad.c*) which rests upon the radular supports (Fig. J *Rad.s*), the radula being in the groove between them. From

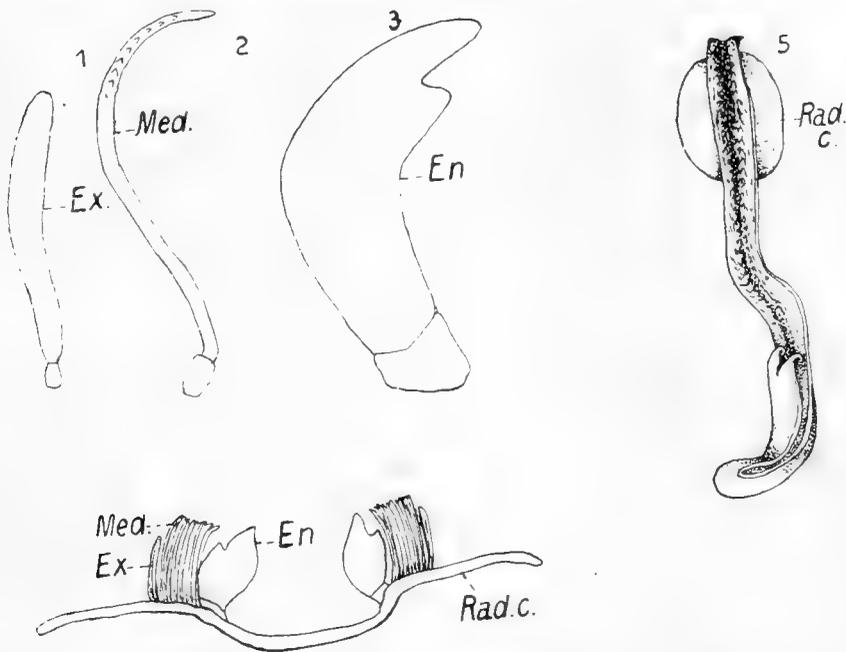


Fig. E. 1, 2, 3 single teeth of radula, 4 cross-section of anterior end of radula, 5 Radula: *Ex* external row, *Med* middle rows, *En* inner row, *Rad.c* radula cartilage-like wing.

this point the radula is sheathed in a tube which runs down, back, and to the right of the oesophagus (Fig. J *Rad.t*). The part of the radula within the tube is very soft, especially at its growing point, where it is bifurcated with globular ends. The soft posterior end is folded back upon the older part in order to accommodate itself to the shorter tube. The anterior end of this tube-like sinus is closed by the intimate connection of the muscular fibers between the radular supports, which prevents the blood, circulating freely in the tube, from coming out into the mouth cavity.

The teeth of the radula are of three kinds (Fig. E). The first (*Ex*) on the outside are ribbon-like and somewhat curved. They are

in one row on each side of the radula and are shorter than the recurved teeth (*Med*) which follow. These are in several rows. Their distal curved ends show a row of small, pointed projections on each side when viewed under a high-power lens. The third kind (*En*) are the largest and strongest of all. They occupy the inner row on each side of the radula and are greatly curved when viewed from the side. These large teeth usually have two points, one down on the outside edge much shorter than the terminal point.

The pharynx (Fig. 6) supports the great, brown digestive glands (*Dg*), the lobes of which open freely into it. Food passing into the pharynx inevitably lodges in these pockets for a time and is neutralized by the acid secretion, the food of these animals being mainly sea-weed, which contains an abundance of alkaline salts.

The oesophagus extends back between the liver and the genital organs in the groove between the latter (Fig. 2), thence around the posterior side of the liver to the ventral side of the stomach, which lies imbedded in the liver. Its lining (*Oe*) is greatly folded longitudinally, producing a great increase in its surface.

The stomach lies diagonally across the posterior end of the visceral cavity (Fig. 1) with the large end, entered by the oesophagus, the farthest back and the small end forward and to the left. The liver surrounds the stomach ventrally and posteriorly, being in close connection with it. When viewed from the inside after the contents have been washed out, the stomach shows numerous folds in the smaller end, and in the larger part, where the oesophagus enters, there is a crenated ring (Fig. F *Oe*) formed by the walls of the oesophagus extending a short distance into the stomach. This acts as a valve to prevent anything returning into the oesophagus, the edge folding in from all sides and completely closing the opening. To the right of this opening there is a pocket of considerable size usually filled with food in the bottom of which is one of the three great hepatic ducts (Fig. F *Hd*). The other two ducts are situated near the entrance of the oesophagus. All are of about equal size, and apparently have no connection with each other.

The liver (Fig. 1 *Liv*) is a thick glandular organ of a dark brownish color, crowded closely between the bends of the alimentary canal. There are three indistinctly marked lobes, each sending a great duct into the stomach. The posterior lobe lies parallel to the back wall of the stomach and is wedged in between the genital mass and the stomach. Its upper surface may be seen by removing the dorsal

wall of the visceral cavity. To see the two ventral lobes the stomach must be removed. Here we find that the walls of the stomach are strongly attached to the muscular walls of the visceral cavity by ligaments, which pass through the liver and genital mass, also supporting these organs. The small end of the stomach usually has one or more large ligaments; while the large end is supported by numerous smaller ones, which also hold the viscera firmly in position. A sphincter-like thickening almost surrounds the small end of the stomach where it enters the intestine (Fig. F *Sph*).

Fig. F.

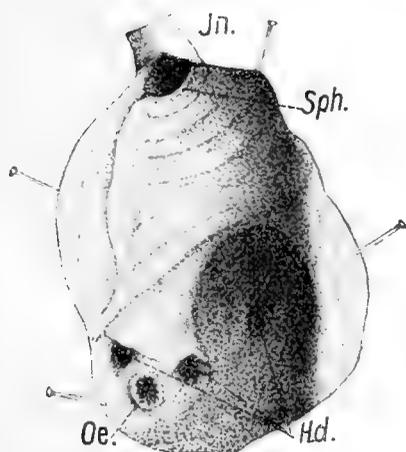


Fig. G.

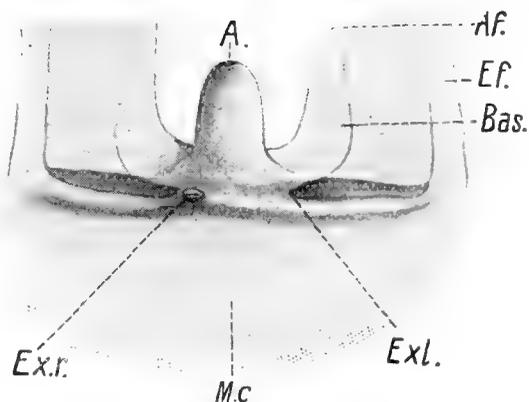


Fig. F. Stomach, laid open from above. *Oe* oesophagus, *Hd* hepatic ducts, *Jn* intestine, *Sph* sphincter muscle.

Fig. G. Posterior part of mantle cavity; the ctenidia and rectum are raised to show the external opening of the right nephridium *Exr*, and the position of the external opening of the left, *Exl*. *Mc* mantle cavity, *Bas* basibranchial sinus, *Ef* efferent sinus, *Af* afferent sinus, *A* anus.

From this point on the alimentary canal is about of an equal diameter. It makes a loop forward upon leaving the stomach, then curves back beneath the liver mass, being almost imbedded in it, to the place where the intestine emerges on the right side. Here surrounded by the tissues of the right nephridium it again takes a turn backward, this time above the stomach and liver and finally, the rectum being reached, it continues forward through the ventricle of the heart to open into the posterior part of the mantle cavity (Fig. G *A*), between the ctenidia and directly under the fissure in the mantle and shell.

**Excretory system.** The nephridia in *Lucapina* are very unsymmetrical, the left one being very small indeed, the right very large and extending across the body. The latter kidney light brown in color may be seen very well by removing the dorsal wall of the vis-

ceral cavity. In the form of a thin sheet it covers all the organs in the central part of the body, and extends down between the lobes of the liver and on the sides of the stomach. This nephridium is abundantly supplied with blood vessels which form a close mesh-work throughout the whole tissue. The external slit-like opening (Fig. F *Exr*) is in the mantle cavity, below and to the right of the anus. It is situated on a papilla and is bounded by two thickened lips. The reno-pericardial connection will be described when we come to the description of the genital organs.

The left nephridium is so small that it might easily be overlooked. In a fresh specimen, however, it is easily seen as a brownish spot in the anterior wall of the pericardial cavity (Fig. 4 *Ln*). It is situated below and to the left of the point where the rectum enters the body wall, and may best be seen by removing the heart with the section of the rectum which passes through it. This kidney has no pericardial connection and no union with the right one, but by means of sections I was able to see the duct which is given off from the outer end and opens on the surface to the left of the anus. The external papilla is seen with difficulty in dissection, as it is placed back in the angle of the groove at the base of the left ctenidium (Fig. G *Exl*). This opening is, however, in its position almost symmetrical with that of the right kidney.

The reproductive organs. These are situated on the floor of the visceral cavity and are exceedingly large, often equalling in size all the other viscera taken together (Fig. 2 *G*). This great genital mass is unsymmetrically divided into two great lobes lying close together one on each side of the oesophagus. These are joined posteriorly and extend to a conical point back under the mantle, entirely filling that part of the visceral cavity. On the inner walls of the cavity of the genital mass the eggs or sperm cells are produced. These animals are dioecious.

The genital cavity (*Gen. c*) is well supplied with arterial blood, which will be spoken of in connection with the vascular system. The sexual products, eggs or sperm, simply drop off into the genital cavity when ripe and pass out through the large conical oviduct (Fig. 2 *G. d*) near the anterior end of the right lobe. This duct diminishes rapidly in size as it approaches its termination just within the external opening of the right nephridium (Fig. H). The end of the duct has two lip-like appendages, which act as a valve, coming together if there is

pressure of the liquids in the kidney, thus effectually closing the opening into the duct. Near the point where the genital duct leaves the reproductive cavity is an opening into its posterior dorsal wall. This opening, which is only a short slit in the wall of the oviduct, connects with the pericardial cavity. It is difficult to homologise this arrangement with that of the other molluscs. Apparently the morphological relation of the parts has been turned around, the reno-pericardial duct here opening into the genital duct, which in turn opens into the right kidney. Thus the pericardial fluids enter the kidney only indirectly through the genital duct.

The reno-pericardial duct leaves the pericardial cavity on the right side (Fig. H *R.P*) just behind the auricle. The opening is between two membranes, continuations of the dorsal and ventral walls of the pericardial cavity, which are continuous with the walls of the genital cavity at this point. The epithelial cells lining the reno-pericardial duct are longer than those of the cavities (Fig. H *c*) and are provided with very long cilia. This duct may be very easily seen in dissecting and by taking a series of sections through the region of the duct (Fig. H), I found the epithelial membranes unbroken proving that the opening is a natural one. The duct is so constructed that nothing from the genital cavity will pass into it. The ventral wall at the outer end of the duct presses up against the dorsal, thus closing the opening, but fluids from the pericardial cavity are always free to pass out.

The inner wall of the genital mass is closely attached to the outer edges of the liver, it being difficult to separate them in the upper part. This wall continues up past the liver, and attaches to the dorsal wall of the visceral cavity beneath the shell. The outer or

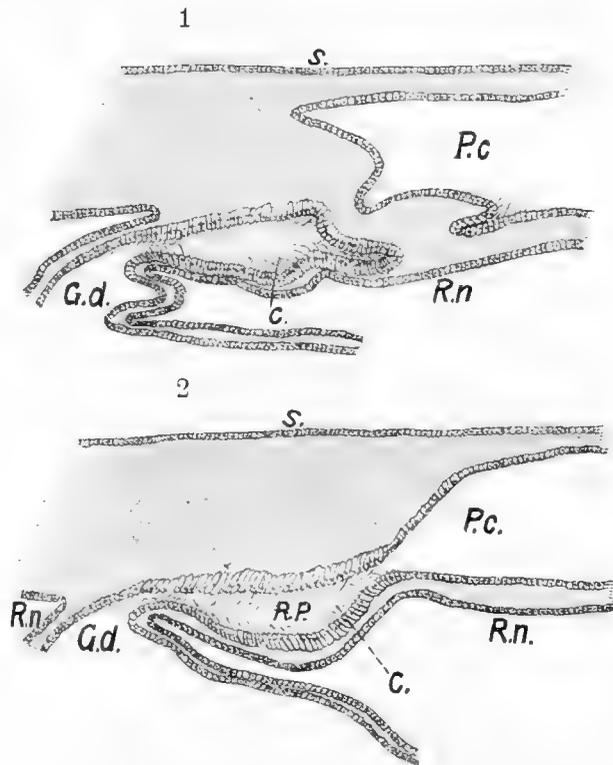
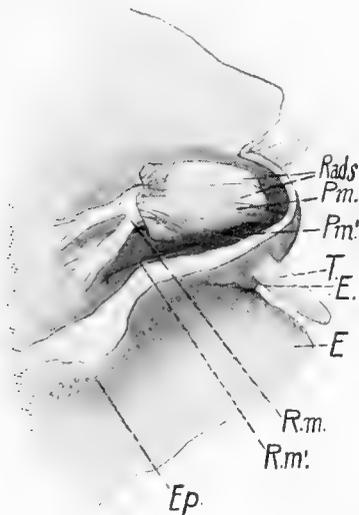


Fig. H. Sections 1, through one side of the reno-pericardial duct, 2 through the duct, *c* cilia, *G.d* genital duct, or oviduct, *P.c* pericardial cavity, *R.n* right nephridium, *R.P* reno-pericardial duct, *s* position of shell.

posterior wall of the genital cavity also is attached to the mantle. In this way the genital cavity is completely enclosed, except for the oviduct leading from the anterior part of the right lobe.

**Muscular system.** The muscles of the shell are attached around its margin and around the apical opening. Those of the margin are more abundant on the sides near the anterior end (Fig. 1 *Col*). These might be homologised with the columellar muscle of *Haliotis* for example, though in the *Fissurellidae* this muscle is much smaller and more distributed. There is not the necessity for powerful shell muscles here as the shell is of minor importance. The muscles near the anterior end have a special blood supply, as we shall see when we consider the vascular system.



The muscles of the radular supports are of special importance. The supports, cartilaginous in appearance, and usually spoken of as the radula cartilages, are situated just behind the mouth (Fig. J). By sectioning we find that they are composed of a network of irregular cells with thick walls, presenting a close resemblance to those

Fig. J. Dissection to show the muscles of the head cavity. *E* eye, *Ep* epipodium, *F* foot, *Pm* protractor muscles to anterior wall of head, *Pm'* protractor muscles to lower lip, *Rad.s* radular supports, *R.m* retractor muscles.

of plant tissue, a hollow cell with suspended nucleus. The muscles that move the supports are attached near the posterior end. There are two sets of protractor muscles (Fig. J *Pm* and *Pm'*), one from the posterior part of the support to the front wall of the head (*Pm*), the other attached below the first on the support, and extending to the lower lip (*Pm'*). Behind the radula supports and just below the radular tube is the attachment of the superior retractor muscles (*Rm*). These are fused near their union with the supports, but run back as two separate muscles to the foot, attaching on either side of the pedal ganglia.

The inferior retractor muscles (*Rm*) are two small tendinous cords extending from the lower front angle of the radular supports back to the foot muscles, attaching just in front of the insertion of the superior retractors. These inferior retractor muscles are so white

in a fixed specimen that they closely resemble nerve cords, and one might be led to think that they were nerves corresponding to the subradular of the chitons. In a specimen of this size, however, it is easy to see the branching muscular fibres at either end. The muscular structure of the mantle and foot I have not taken up since they are very similar to others that have been described.

**Vascular system.** The *Fissurellidae* have two well defined auricles with a ventricle situated between them (Fig. M). The auricles have thin, fibrous walls. They are attached along their outer front edges to the anterior wall of the pericardial cavity. A row of glandular appendages fringes each at the back (Fig. 9 and 10 *Ag*). These glands (KEBER's organ) are supposed to be connected with the production of the blood corpuscles. There are well developed valves between the auricles and the ventricle. The valve is made up of two thickened portions side by side (*x* and *y*). The muscles of the auricle attach to these at their outer edges so that when the auricle is filled the lips are pulled apart, leaving an opening between them. When viewed from within the ventricle, one lip (*y*) is seen to have a cup-shaped lid (*z*) attached to it. The ends of this lid are connected by muscular fibres to the walls of the ventricle. When the chamber is filled the lid is pulled toward the opposite lip, and fits down closely over the opening between them. The walls of the ventricle are comparatively heavy and form a close attachment with the part of the rectum passing through the pericardial cavity. The opening from the ventricle into the aortic enlargement is on the left lower side. The aorta just after leaving the heart is in the form of a rectangular chamber, with an opening at each corner (Fig. K *Ao*). From it three important vessels originate. The first on the anterior corner is the buccal aorta (*B. Ao*); the second on the outer angle opposite the ventricle is the gastric aorta (*G. Ao*); and the third from the posterior angle is the genital aorta (*Gen. Ao*). The buccal, or anterior aorta extends forward along the dorsal wall of the visceral cavity to enter the buccal sinus (*B. s*) on the right posterior side. Just before entering the sinus, however, a very important artery is given off. This is the pallial artery (*Pal. a*) which runs to the left in the anterior wall of the visceral cavity, and at the point where the mantle cavity opens on the left it divides, the smaller branch going around to the anterior part of the mantle, the other larger branch extending back within the wall of the visceral cavity almost beneath the border of the shell. The terminal branches of this artery almost inosculate with those of

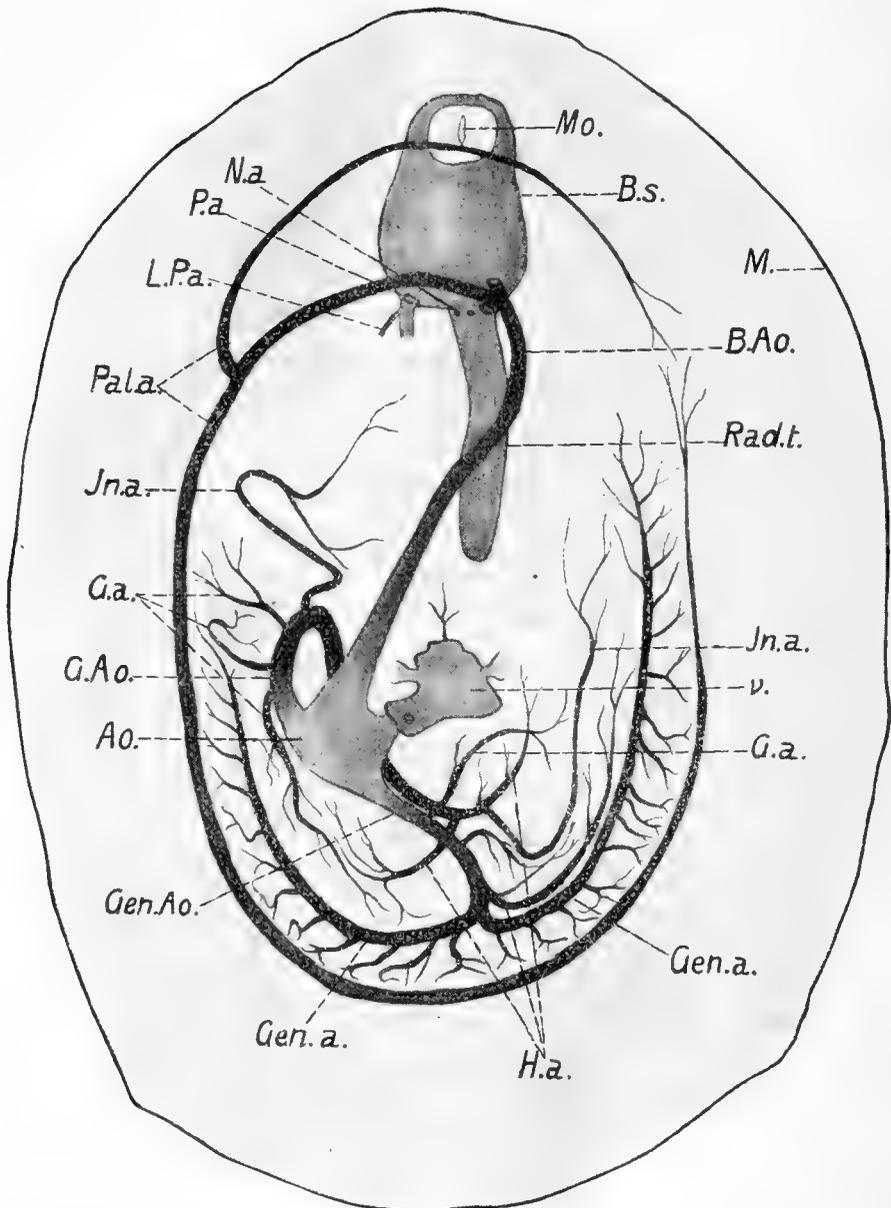


Fig. K. Arterial circulation of visceral cavity (dorsal view). *Ao* aortic enlargement, *B.s* buccal sinus, *G.a* gastric artery, *G.Ao* gastric aorta, *Gen..a* genital artery, *Gen.Ao* genital aorta, *H.a* hepatic artery, *In.a* intestinal artery, *L.p.a* lateral pedal artery, *M* mantle edge, *Mo* mouth, *N.a* neural arteries, *P.a* pedal arteries, *Pal.a* pallial artery, *Rad.t* radula tube, *V* ventricle.

the anterior branch on the right side of the body. Capillary branches are given off from all parts of the pallial artery to the mantle. At quite regular intervals of about two centimeters branches run up to the muscles bordering the shell. In this way the shell muscles are constantly supplied with arterial blood. In a median cross-section of the animal (Fig. D *Pal.a*) the pallial artery is seen lying in the tissue where the mantle joins the wall of the visceral cavity. On the left side it is comparatively large, while on the right it is much smaller and is difficult to see.

The buccal sinus is a great cavity beneath the mouth and pharynx in which lie the radular supports. The muscles attached to the latter are freely bathed in the arterial blood. The radular sheath (*Rad. t*) also connects with the buccal sinus on the right posterior side. In this way the newly forming end of the radula is constantly supplied with the purest blood. There are four arteries leaving the buccal sinus from its posterior floor. A pair of moderately large openings to the pedal arteries, situated one on each side, and two rather small openings close together almost equally distant from each of the first two. The median smaller pair (*N. a*) lead into vessels surrounding the great pleuro-pedal nerve trunks, which will be spoken of later. These vessels are really the neural arteries, corresponding to the arteries surrounding the pedal nerve cords in *Haliotis*, where they run the whole length of the animal. In *Lucapina* however, the pedal cords being very greatly concentrated, the neural arteries are short and lie on the surface of the foot. They are not broken up into capillaries before entering the venous circulation, but inosculate freely with the veins covering the floor of the visceral cavity. The pedal arteries (Fig. L *P. a*) springing from the outer openings, go at once into the muscular tissue of the foot. Each artery goes to the posterior end of the animal, giving off capillaries along its whole length.

All parts of the foot receive arterial blood from this source, some of the capillaries coming so close to the ventral surface that

they often break out during injection. From the anterior end of each pedal artery a small branch is given off (*L. p. a*), which runs posteriorly and

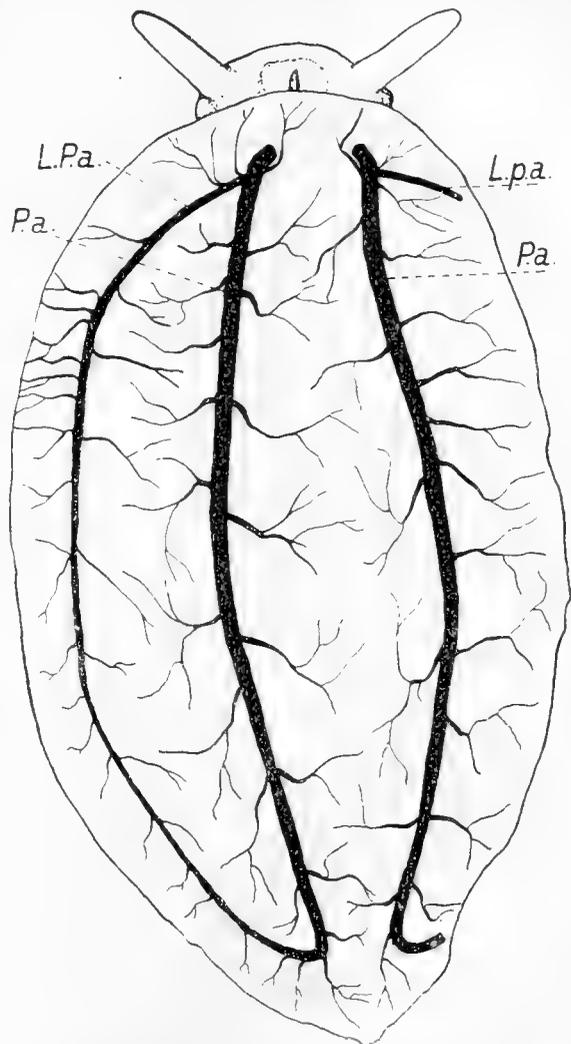


Fig. L. Circulation of the foot, the ventral surface has been removed showing the pedal arteries, *P. a*, and one of the marginal pedal arteries, *L. p. a*.

laterally in the visceral wall just within the abortive epipodium. These tiny arteries like the pedal extend to the posterior end of the animal, where each finally connects with the pedal artery of that side. I have not seen these lateral branches of the pedal system described; so to distinguish them I shall call them the marginal pedal arteries, and the two large pedal trunks simply pedal arteries. The former furnish an abundant supply of blood to the thickened columellar muscles near the anterior end of the visceral cavity. They also give off capillary branches all along the wall. Arteries similar to these lateral pedal are found in *Cryptochiton*. They branch from the anterior end of the pedal trunk in exactly the same way that they do here, though with the material I had at hand I was not able to trace the connection with the pedal at the posterior end.

The gastric aorta (*G. Ao*) makes a turn forward upon leaving the aortic enlargement and runs down and back along the ventral wall of the stomach. The first part of this aorta gives several arteries to the upper part of the stomach, and from the point where it turns downward an artery passes to the anterior loop of the intestine. Numerous capillary branches all opening from this aorta cover the under side of the stomach. The terminal branches supply the inner part of the liver and the part of the intestine imbedded in this organ.

The genital aorta (*Gen. Ao*) contains almost one third of the arterial blood. This vessel leaving the posterior angle of the aortic enlargement, proceeds back and to the right. Two small branches are given off to the dorsal wall of the greater end of the stomach; also a branch of considerable size to the right side of the liver. Upon reaching the reproductive organs the aorta bifurcates, the larger branch going into the right lobe of the genital mass. Each branch turns forward, one to the right, the other to the left. They lie exposed on the inner wall of the genital cavity, where they break up into capillaries and are distributed to all parts of the organ.

The mantle circulation in this group is well developed. The blood that is carried to the mantle by the pallial artery does not pass through the ctenidia before returning to the heart which leads us to believe that the mantle acts as an aerating organ. The arterial blood, after passing through the capillaries of the pallial artery, is collected into a large oval canal, the pallial sinus (Fig. M *P.s*) which is situated directly above the pallial artery, and lies very close to it at the angle where the mantle cavity opens on each side. The posterior part of the pallial sinus is joined by its smaller anterior connective. From

the point where the posterior and anterior canals join, the pallial sinus bends in and back, running parallel and somewhat connected with the efferent branchial sinus. Near the outer base of each ctenidium the blood from the pallial sinus joins that from the gill and enters the auricle.

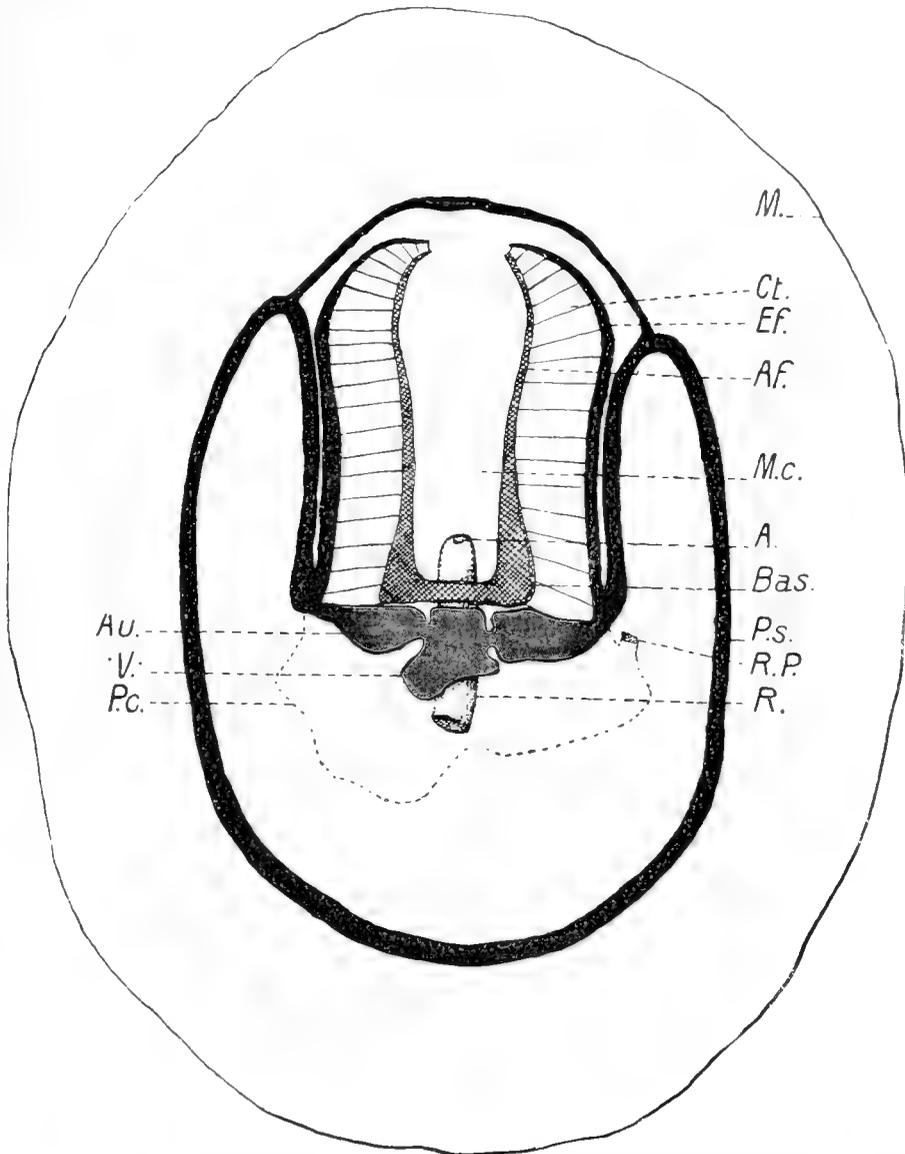


Fig. M. Mantle circulation with relation to ctenidia and heart (dorsal view). *A* anus, *Af* afferent branchial sinus, *Au* auricle, *Bas* basibranchial sinus, *Ct* ctenidium, *Ef* efferent branchial sinus, *M* edge of mantle, *M.c* mantle cavity, *P.c* pericardial cavity, *P.s* pallial sinus, *R* rectum, *R.P* reno-pericardial duct, *v* ventricle.

The wall between the efferent branchial sinus and the pallial sinus, is composed of a network of muscular fibers, so that the blood from the two sources intermingles more or less freely before its final combination at the bases of the ctenidia.

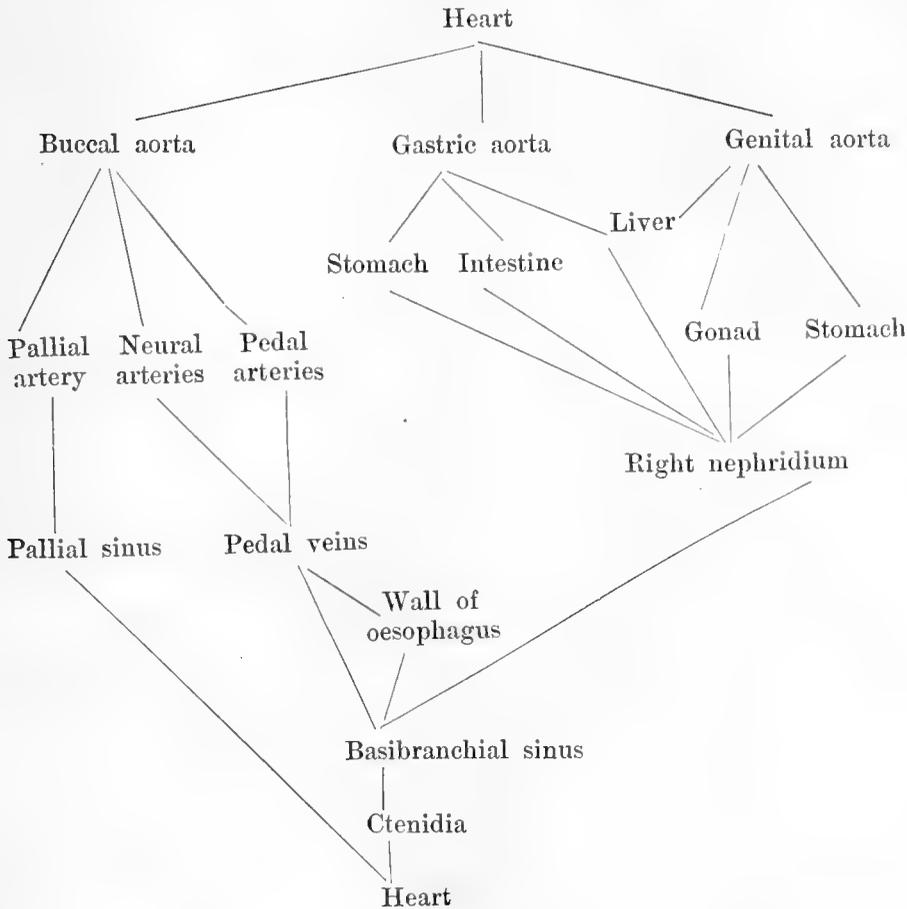
The gills are symmetrical, and lie on either side of the mantle cavity. If we make a median, longitudinal section through the ctenidium we will see that the laminae are placed on each side of a central chamber in a pinnate arrangement. A cross-section cuts parallel to the laminae, and shows the afferent and efferent branchial sinuses.

The blood, which has been distributed by the arterial circulation is collected as follows: First, that of the foot is collected by a mesh-work of veins lying on the floor of the visceral cavity (Fig. 3). The finer collectors are united into larger trunks of which there are four, two lateral (*Lat*), and two larger median (*Med*). The last are sometimes almost fused together. All these collectors carry the blood toward the anterior end of the visceral cavity. The lateral ones run up along the wall and curve back toward the bases of the ctenidia. Here they enter the large basi-branchial sinus which (Fig. M *Bas*) acts as a reservoir. It is just in front of the pericardial cavity, and below the rectum, the left kidney being in its posterior wall. The median collectors from the foot have numerous branches running over the walls of the oesophagus. All of these are united into a single vein, which passes up around the right side of the oesophagus and opens into the basi-branchial sinus. The blood from the viscera is collected by numerous small vessels and brought to the right nephridium, through which it passes before entering the basi-branchial sinus.

The circulation of *Lucapina* will be made clearer by the following diagram (see page 467).

**The Nervous System.** The large size of *Lucapina crenulata* makes it possible to dissect out many nerves that have been seen only in sections of other species of *Fissurellidae*. This has led to the discovery of some interesting relations which will be described in the following paragraphs.

Each cerebral ganglion is situated just within the base of the tentacle. By careful examination after clearing in oil, it is found that they are of smaller size than might at first appear for the labial ganglion which is attached to the inner side of each is well developed. The relation of the two is partially brought out in Pl. 33. Numerous nerves are given off from both cerebral ganglia, the first, the cerebral commissure (*Cer. c*) connecting two ganglia from their anterior ends. On the outside of the ganglion near the front end, there are two nerves (*H. w*) going to the head walls. Back of these on the same



side is the rather large nerve extending into the tentacle, within which it splits up into many smaller nerves running parallel in the tissue.

Behind the base of the tentacle nerve is the much smaller one that supplies the eye. By a series of sections longitudinally through the eye, it is possible to follow this nerve to its terminations, and also, from nitric acid preparations one is able to dissect out the eye with its nerves as shown in Fig. 13. After going a short distance into the ocular tubercle the nerve divides into several branches. Some of these go to the muscles and epithelial cells but four of the largest pass directly to the eye, where they appear to spread out into a ganglionic cup which surrounds the eye-ball with the exception of the front. The cells of the retina are apparently attached directly to this ganglionic layer. P. FRAISSE (in: Z. wiss. Zool., V. 35, tab. 25, fig. 3) has figured a section through the eye of *Fissurella graeca*. If the optic nerve (*o*) were divided into four parts, and attached further up on the sides of the eye-ball, this figure might do for *Lucapina crenulata*.

Two nerves (*N.w*) are given off to the walls of the neck, from

the outer posterior angle of the cerebral ganglion. Further back the end of the ganglion is joined by the two great connectives to the pleural and pedal ganglia, the cerebro-pleural, being on the outside. The cerebro-pedal connective gives off a small pedal nerve (*P.n*) from near its middle, which goes down into the anterior edge of the foot.

Just inside the cerebro-pedal connective is the nerve (*N.C*) to the otocyst (Fig. 14), which arises from the cerebral ganglion. The otocysts themselves are minute globular bodies resting against the anterior end of the pedal chords (Fig. 1 *ot*) and appear to have no connection with the ganglia on which they rest, but are innervated from nerves arising from the cerebral ganglia.

The labial ganglia supply many nerves to the circumoral muscles, and also supply connectives to the buccal ganglia, which lie above the radular supports. From the anterior part of each labial ganglion a nerve (Fig. N 1) is given off which branches into the muscles of the superior lip. Then further back three nerves (2, 3, 4) arise from the

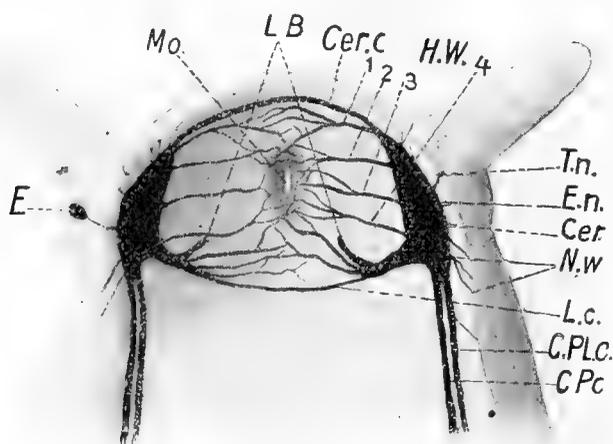


Fig. N. Dissection showing the labial nerves. *E* eye, *E.n* eye nerve, *Cer* cerebral ganglion, *Cer.C* cerebral commissure, *C.P.C* cerebro-pedal connective, *C.Pl.C* cerebro-pleural connective, *H.W.* nerves to head wall, *L.B* labio-buccal connective, *L.C* labial connective, *Mo* mouth, *N.W* nerves to neck wall, *T.n* nerve to tentacle.

inside of each labial ganglion, which supply the circumoral muscles from the sides, anastomosing near the edge of the mouth. These three nerves have been described as protractor muscle nerves, but I do not believe that they give any nerves to these muscles but pass directly to the circumoral muscles below, their terminal branches going into the ciliated fringe of the lips. Behind these and arising from the inner posterior part of each labial ganglion, the connective is given off to the buccal ganglia of that side. Still farther two or three nerves are sent from the end of each labial ganglion into the muscles of the inferior lip. Their terminal branches unite with those from the nerves coming in on the sides, thus forming a complete anastomosis of the nerves around the mouth (Fig. N). Finally a small commissure unites the labial ganglia at their posterior ends (*L.c*). This commissure is somewhat difficult to demonstrate in the tough tissue of

the inferior lip. However, if a specimen is properly macerated in nitric acid the connection can be made out with little dissecting.

The buccal ganglia lie close upon the radular support, between the radula and the pharynx. They can best be seen by removing this part of the alimentary canal. A labio-buccal connective is attached to the posterior extremity of each labial ganglion beside the inferior labial nerves. It runs up through the protractor muscles on the side of the radular supports to the anterior end of the buccal ganglion of that side. One or more nerves (*Pm.n*) are given off from the buccal ganglion near the point where the labio-buccal connective joins it. These nerves supply the protractor muscles, running down and out around the sides of the radular supports. From the inner anterior part of the buccal ganglion a nerve of considerable size (*Sg.n*) passes up and back, through the sugar gland. In this gland branches are given off, but the main part of the nerve runs back in the lateral wall of the pharynx (*Oe.n*) supplying both the muscular coats of this part of the alimentary canal and the great digestive glands within. These same nerves continue back into the walls of the oesophagus as far as the stomach. The two buccal ganglia are connected at their posterior ends by the buccal commissure (*Buc.c*) and at the junction of the two on each side a nerve arises, which extends backward and divides almost immediately, one part going down and supplying the retractor muscles, the other running back along the wall of the radular tube. A small nerve runs forward from the posterior end of each buccal ganglion, supplying the anterior part of the radular tube.

**The Pleural and Pedal Ganglia.** The nerves lying in the foot are in the form of thickened cords and without question consist of two elements such as many years ago were noted in *Haliotis* by LACAZE-DUTHIERS (59). These, as will be shown later, possess certain characteristics which lead to the belief that they represent the fused pleural and pedal cords.

Between the pedal chords (Fig. 15 *Ped.Ch*) are ten or eleven commissures (*Ped.com*), and from the under side of each of these is a small nerve (*U.p.n*) going down into the foot. HALLER has designated this latter nerve as the unpaired pedal, in distinction to the paired pedal nerves (*P.P.n*) to be spoken of next. These names are certainly appropriate, and their meaning is clear as there are only these two kinds of pedal nerves. From the outer edge of each pedal chord numerous nerves (*P.P.n*) are given off, which go sooner or later into the tissue of the foot. The pleural chords (*P.Ch*) are

closely joined to the sides of the pedal chords, but from a series of cross sections one can see by the arrangement of the ganglionic cells, that these are nearly distinct chords. At the point where the pleural and pedal ganglia are united, the ganglionic cells almost come together. These large nerve cells are usually found only in the periphery of the ganglion surrounding the central fibrous tissue, so it seems to me that this arrangement is a strong indication of the fusion of two distinct cords, as is also the distribution of the nerves from each. The pedal chords give nerves only to the foot, while the pleural supplies the mantle and epipodium. The paired pedal nerves from the anterior part of the pedal cords enter the tissue of the foot almost immediately upon leaving the ganglia. As we go further back we find them extending more and more along the lower surface of the visceral cavity, lying parallel to the nerves from the pleural cords. This is eminently true of the nerves which arise beyond the posterior termination of the pleural ganglia. They run for a long distance posteriorly on the floor of the visceral cavity but finally plunge into the tissue of the foot and develop a system of branches which may be followed close to the external surface.

The anterior ends of the pleural chords are united by a heavy ganglionic cross fastening or commissure; and the posterior ends are joined together in a similar way, though the posterior cross fastening is smaller. These two heavy commissures belong distinctly to the pleural chords, while the pedal are connected by ten or twelve small commissures already mentioned. The heavy, anterior, cross fastening of the pleural chords, gives off two important pairs of nerves, first, those forming the visceral loop, and second, the two usually called the mantle nerves. The subintestinal nerve (*Pl. 33 Sub.g*), a part of the visceral loop comes from the left side of the ganglion, and goes to the right, passing under the oesophagus. The supraintestinal nerve (*Sup*) springs from the right side of the ganglion, and passes up around the right side of the oesophagus uniting with the supraintestinal ganglion (*Sup.g*) on the left side of the visceral cavity. In this way these nerves cross each other forming the visceral loop. The anterior mantle nerves (*Mn*) arise from the cross fastening near its union with the pleural chords. The left one comes from the under side of the ganglion, while the right is attached above. There is no crossing of these nerves, as they run directly into the mantle on their respective sides, and both are joined by a nerve from the gill ganglion (*I*). From this point forward a number of inosculating nerves proceed to the

circum-pallial chord which will be spoken of later. These branches of the anterior mantle nerves lie in that part of the mantle lining the anterior part of the shell, that is the dorsal wall of the mantle cavity. A well prepared nitric acid specimen shows these nerves with very little dissecting, but I have not been able to trace them by any other method.

The intestinal ganglia. The subintestinal ganglion gives off three nerves, first, that to the visceral ganglion (*Vis.g*), second, a large nerve (5) running into the body wall to the gill ganglion (*G.g*) and third, a small nerve (*R.i.p*) that springs from between these last two, and runs back just with in the wall. HALLER ('94) described this latter nerve in *Fissurella costaria*, as the genital nerve, but if we follow it in *L. crenulata* we find that all of its branches go into the mantle, some of them reaching almost to the posterior end of the animal. Where these nerves come in contact with those going to the mantle from the pleural chords, they fuse (2), and are thus connected to the circum-pallial chord. The supraintestinal ganglion also gives off three similar nerves. Here the small central one (*L.i.p*) has a somewhat different course, running back and down along the wall. One of its fibres, as on the right side, fuses with a pleuro-pallial connective (2); while another branch passes backward and unites directly with the circum-pallial cord. LACAZE-DUTHIERS has described nerves similar to these in *Haliotis*, naming them internal pallial nerves. This name seems to describe these nerves very well so I have used it here. In *Fissurella costaria*, HALLER ('94) describes a nerve which seems to be homologous with the left internal pallial of *Lucapina*, and calls it the intestinal nerve. Though I made a careful dissection of this part I could trace no connection with the alimentary canal.

The visceral ganglion is simply a thickening of the posterior part of the visceral loop. This ganglionic enlargement extends further forward on the right side than on the left. I have found great variation in different specimens as to the nerves given off from this thickened chord. Usually there are two nerves coming from the right side of the ganglion (*K.-K*) going to the right kidney. A large one (Fig. O *Ra*) from the median line the reno-anal nerve, proceeds at once upward after leaving the ganglion, passing along in the posterior wall of the basibranchial sinus. A small branch is given to the external papilla of the right nephridium (3), and a little further along nerves are given off to the walls of the ventricle (4). On the under side of the rectum the reno-anal bifurcates, one part going up on each side of the rectum.

A commissure connects these two branches above the rectum. Each branch continues forward in an afferent branchial sinus, giving off many small nerves to the gill plates. The anal end of the rectum, also receives two small nerves from this same source. From the left posterior angle of the visceral ganglion a nerve is given off to the stomach (*G.as*) which forms an anastomosis, lying just under the outer coat of this organ.

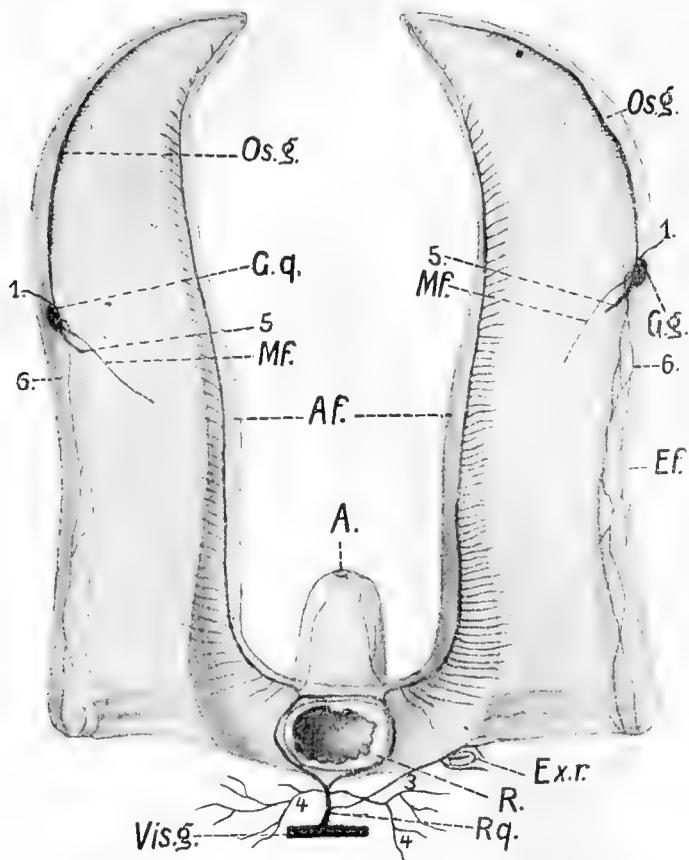


Fig. O. Nerves of ctenidia. *A* anus, *Vis.g* visceral ganglion, *Af* afferent branchial sinus, *Ef* efferent branchial sinus, *Exr* external papilla right nephridium, *G.g* gill ganglia, *Mf* nerve to mantle fissure, *Os.g* osphradial ganglia, *R* rectum, *Ra* reno-anal nerve, *1* connective to anterior mantle nerve, *3* nerve to papilla right nephridium, *4* nerves to ventricle, *5* connectives to intestinal ganglia, *6* anastomosing nerves to auricles.

The gill ganglia are almost spherical in shape, and each is situated in the anterior half of an efferent branchial sinus (Fig. O). Four nerves are given off from each ganglion, the largest one of which (*Os.g*) runs forward in the efferent sinus. It is really a ganglionic chord, and lies just within the osphradium which receives a great number of short nerves from it. Fig. 5 is a cross section of the osphradium and its ganglion taken through one of the nerves that unite them. The ganglionic cells (*G.c*) are seen in the periphery, and are also especially abundant among the columnar epithelial cells (*C.ep*) of the osphradium. The only external indication that

one sees of this sense organ is a slightly depressed line of a yellowish color (Fig. 12 *Os*) running along the outer portion of the efferent branchial sinus. In section we find that the columnar cells of this region are similar to those of other parts of the mantle cavity, except that they are considerably larger. Several large multipolar nerve cells (*Mp*) were found in sections of this ganglionic nerve. The next largest

nerve (1) from the gill ganglion is that running forward and connecting with the anterior mantle nerve. It is a short nerve, but its special interest lies in the fact that it completes a loop made by nerves arising from different sides of the pleural ganglia. A small nerve (*Mf*) springs from the inside of the gill ganglion, and runs back and up through the dorsal wall of the mantle cavity. Near the mantle fissure this nerve bifurcates, one part going each way around the opening (Fig. P). These nerves from the two sides join each other forming a complete anastomosis around the mantle fissure. The fourth or smaller nerve (6) leaving each gill ganglion is that running back along the afferent sinus to the auricle of the heart. This nerve lies under a thin layer of tissue, and can not be seen under ordinary conditions but a nitric acid preparation usually shows it well. The anastomosis of this nerve seen in Fig. O, continues back into the walls of the auricle.

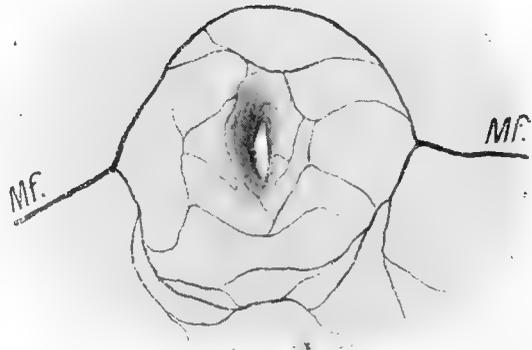


Fig. P. Nerves around mantle fissure.  
*Mf* Connective to gill ganglion.

The circum-pallial chord, or mantle ring nerve (*Cp. Ch*) is a chain of small ganglionic centers extending entirely around the mantle. This cord lies just outside the pallial sinus in the tissue where the mantle joins the wall of the visceral cavity. Its general position with its branches and its relation to the blood vessels will be seen in Fig. D. The nerves coming to the mantle (*P.P.con*) from the pleural chords all join this pallial chord, in the little ganglionic centers. Heretofore these nerves from the pleural, have been designated as lateral nerves, but since we now know their relation to the mantle ring nerve, it seems to me it would be better to call them pleuro-pallial connectives. Only a few of these have been completely drawn in Pl. 33 (large Fig.) in order to avoid confusion with the other nerves. Both the pleuro-pedal ganglia and these connectives lie close upon the floor of the visceral cavity, surrounded by thin-walled blood vessels. Thus it is very easy to follow the course of the connectives to the point where they enter the wall, and it is not a difficult matter to dissect them out to their union with circum-pallial chord.

The anterior part of the mantle ring nerve is somewhat larger than any of the rest. It receives an additional nerve supply through

the anterior mantle nerves (*Mn*). It is a question whether we should continue to call these the mantle nerves, since finding their relation to the circum-pallial chord. It seems to me that they are of secondary importance, and only a little better than the pleuro-pallial connectives. Of course they have a somewhat different relation, being joined to the gill ganglia.

Each little ganglionic centre of the posterior two thirds of the mantle ring nerve receives a pleuro-pallial connective, and gives off a nerve to the outer part of the mantle (Fig. D). This latter nerve branches almost immediately, the larger part continuing out to the edge of the mantle, the other bending upward, and sending nerves to the mantle above and below the shell.

### Summary.

A few of the most important points which have been described in detail in the text will be taken up here, following their natural order.

1) The epipodium is rudimentary and the nerve going to it also very weak.

2) The pharynx is enlarged into a great crop-like pouch containing the many folded digestive glands.

3) The stomach has three large, distinct hepatic ducts entering it.

4) The nephridia are very unsymmetrical. Both have external openings. The right has an indirect reno-pericardial duct.

5) The oviduct opens just within the external papilla of the right kidney.

6) The reno-pericardial duct is a short tube leading from the right side of the pericardial cavity, and opening into the oviduct. The epithelial cells lining the duct are very large, and have exceedingly long cilia.

7) The shell muscles are distributed along the margin of the shell and are very weak.

8) The vascular system is a closed circulation.

9) There are two auricles, with a ventricle between them.

10) Joining the ventricle is a large, rectangular, aortic chamber. Three aortae are given off from this, an anterior or buccal, a gastric, and a posterior or genital aorta.

11) The mantle circulation is well developed. The blood is distributed by a pallial artery, that surrounds the body and returns

in the pallial sinus, which lies parallel to and in close proximity to the artery. This blood does not pass through the gills before returning to the heart.

12) The pedal collectors form a close mesh-work of veins over the inner surface of the foot (Fig. 3).

13) The ctenidia are symmetrical.

14) The cerebral ganglia are joined to the pleuro-pedal ganglia by two pairs of connectives.

15) The pleural and pedal ganglia are in the form of short chords closely fused together along their whole length.

16) A ganglionic nerve lies just within each osphradium.

17) The circum-pallial cord, a chain of small ganglia encircling the visceral cavity, is joined to the pleural chords by a great number of connectives, each of which sends a small nerve to the epipodium.

Leland Stanford jr. University,  
May 1, 1901.

### Bibliography.

- '85. BOUTAN, L., Recherches sur l'anatomie et le développement de la Fissurelle, in: Arch. Zool. exp. (sér. 2), V. 3.
- '89. —, Contribution à l'étude de la masse nerveuse ventrale (cordons pallioviscéraux) et de la collerette de la Fissurelle, *ibid.* V. 7.
- '86. BÜTSCHLI, O., Bemerkungen über die wahrscheinliche Herleitung der Asymmetrie der Gastropoden, speciell der Asymmetrie der Prosobranchier, in: Morph. Jahrb., V. 12.
- '86. DALL, W. H., Recent advances in our knowledge of the limpets (Patella), in: Bull. phil. Soc. Washington, V. 7.
- '93. —, The phylogeny of the Docoglossa, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia, p. 285—287.
- '97. v. ERLANGER, R., On the paired nephridia of the Prosobranchs, the homologies of the only remaining nephridium of most Prosobranchs and the relations of the nephridia to the gonad and genital duct, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 33.
- '81. FRAISSE, P., Ueber Molluskenaugen mit embryonalen Typus, in: Z. wiss. Zool., V. 35.
- '90. GRIFFITHS, On the nephridia and liver of *Patella vulgata*, in: Proc. Roy. Soc. London, V. 42.
- '98. GOODRICH, On the renopericardial canals in *Patella*, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 41, p. 323.
- '84. HALLER, B., Zur Kenntniss der Niere der Prosobranchier, in: Morph. Jahrb., V. 9.
- '86. —, Untersuchungen über marine Rhipidoglossen, *ibid.*, 1. Studie V. 9, 1883, 2. Studie V. 11, 1886.
- '88. —, Die Morphologie der Prosobranchier, gesammelt auf einer Erdumseglung durch die Königl. ital. Corvette "Vettor Pisani", I., *ibid.* V. 14, 1888, II. V. 16, 1890.
- '94. —, Studien über docoglosse und rhipidoglosse Prosobranchier, Leipzig.
- '77. v. JHERING, H., Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken, Leipzig.
- '59. LACAZE-DUTHIERS, Mémoire sur le système nerveux de l'Haliotide, in: Ann. Sc. nat., V. 12.
- '67. LANKESTER, E. RAY, On some undescribed points in the anatomy of the Limpets, in: Ann. Mag. nat. Hist., (ser. 2) V. 20.

- '81. LANKESTER, E. RAY, On the originally bilateral character of the renal organs of Prosobranchs and the homologies of the yolk-sac of Cephalopoda, *ibid.* (ser. 5) V. 7.
- '83. —, Mollusca, in: *Encycl. Brit.*, V. 14.
- '83. LANKESTER and BOURNE, On the existence of SPENGLER'S olfactory organ and paired genital ducts in Pearly nautilus, in: *Quart. J. microsc. Sc.*, V. 23, p. 340—343.
- '00. LANG, *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie*.
- '72. Notes on *Lucapina crenulata*, in: *Amer. J. Conchol.*, p. 131.
- '89. Notes on *Lucapina crenulata*, in: TRYON'S Manual, p. 181.
- '91. PELSESEER, P., Sur l'épipodium des Mollusques, in: *Bull. sc. France Belg.*, V. 19, 1888; V. 22, 1890; V. 23, 1891.
- '81. SPENGLER, J. W., Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken. in: *Z. wiss. Zool.*, V. 35.
- '97. THIELE, J., Beiträge zur Kenntniss der Mollusken, *ibid.*, V. 62.
- '84. WEGMANN, H., Contribution à l'histoire naturelle des Haliotides, in: *Arch. Zool. exp. (sér. 2)* V. 11.
- '87. —, Notes sur l'organisation de la *Patella vulgata*, in: *Rec. zool. suisse*, V. 4.
- '98. WILLCOX, M. A., Zur Anatomie von *Acmaea fragilis*, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 32.
-

### Explanation of Figures.

The following abbreviations have been used:

<i>A</i> anus	<i>L</i> labial nerves
<i>Af</i> afferent branchial sinus	<i>Lab.g</i> labial ganglia
<i>Ag</i> glands of auricle (KEBER'S organ)	<i>Lat</i> lateral pedal collectors
<i>Bas</i> basibranchial sinus	<i>L.i.p</i> left internal pallial nerve
<i>B.s</i> buccal sinus	<i>Liv</i> liver
<i>Buc</i> buccal ganglia	<i>L.n</i> left nephridium
<i>Buc.c</i> buccal commissure	<i>Lp</i> lower palp
<i>C.B</i> cerebro-buccal connective	<i>M.c</i> mantle cavity
<i>C.ep</i> columnar epithelial cells	<i>Med</i> median pedal collectors
<i>Cer</i> cerebral ganglia	<i>Mf</i> mantle fissure nerve
<i>Cer.c</i> cerebral commissure	<i>Mo</i> mouth
<i>Col</i> columellar muscles	<i>Mn</i> anterior mantle nerves
<i>c.p.c</i> cerebro-pedal connective	<i>Mp</i> multipolar nerve cell of osphradium
<i>Cp.Ch</i> circumpallial chord	<i>N.c</i> nerve from cerebral ganglion to otocyst
<i>c.pl.c</i> cerebro-pleural connective	<i>N.w</i> nerves to neck wall
<i>Ct</i> Ctenidia	<i>O</i> place from which to inject vascular system
<i>Dg</i> Digestive glands	<i>Oe</i> oesophagus
<i>Di</i> diaphragm	<i>Oe.n</i> nerve to sides of oesophagus
<i>E</i> eye	<i>Os</i> osphradium
<i>Ef</i> efferent branchial sinus	<i>Os.g</i> osphradial ganglia
<i>E.n</i> nerve to eye	<i>Ot</i> otocyst
<i>Exr</i> external opening right nephridium	<i>P.c</i> pericardial cavity
<i>F</i> foot	<i>P.Ch</i> pleural chord
<i>G</i> genital organs or mass	<i>Ped.Che</i> pedal chord
<i>Gas</i> gastric nerve	<i>Ped.Com</i> pedal commissure
<i>G.c</i> ganglionic cells	<i>Ph</i> glandular pharynx
<i>G.d</i> genital duct or oviduct	<i>Pm.n</i> nerve to protractor muscles
<i>Gen.c</i> genital cavity	<i>P.n</i> pedal nerve from cerebro-pedal connective
<i>G.g</i> gill ganglia	<i>P.P.Con</i> pallio-pleural connective
<i>H.d</i> hepatic ducts	<i>P.P.n</i> paired pedal nerves
<i>H.w</i> nerves to head wall	<i>R</i> rectum
<i>In</i> intestine	<i>Ra</i> reno-anal nerve
<i>J</i> jaws	
<i>K</i> nerves to right nephridium	

<i>Rad</i> radula	<i>Sub.g</i> subintestinal ganglion
<i>Rad.s</i> radula supports	<i>Sup</i> supraintestinal nerve
<i>R.i.p</i> right internal pallial nerve	<i>Sup.g</i> supraintestinal ganglion
<i>Rm.n</i> retractor muscles nerve	<i>T</i> tentacle
<i>R.P</i> reno-pericardial duct	<i>ta</i> ciliated fringe of lips
<i>R.S.n</i> nerves to radula sheath	<i>T.n</i> nerve to tentacle
<i>Sg</i> sugar glands	<i>Up</i> upper palp
<i>Sg.n</i> sugar gland nerves	<i>U.p.n</i> unpaired pedal nerve
<i>St</i> stomach	<i>Vis</i> visceral cavity
<i>Sub</i> subintestinal nerve	<i>Vis.g</i> visceral ganglion

All drawing are natural size, unless otherwise stated.

### Plate 31.

Fig. 1. The whole mantle is removed so as to show the position of the digestive system. The liver is colored, and is seen as by transparency of the organs. The sugar glands are removed so as to show the nerves in the head region. The visceral loop of the nerve is also shown.  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 2. Visceral cavity showing position of genital mass. The mantle cavity is seen in the anterior part, the dorsal wall and ctenidia having been removed with the shell. This figure also shows the muscular diaphragm between the visceral cavity and the head region.  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 3. Veins on the inner surface of the foot. The walls of the visceral cavity have been largely cut away in order to show all the branches of these vessels. The three large veins cut in the anterior end of the cavity unite dorsally in the basibranchial sinus.  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 4. Pericardial cavity. The heart, with the section of the rectum that passes through it, has been removed, so as to show the position of the left nephridium (*L.n*). 2 : 1.

### Plate 32.

Fig. 5. A median cross-section of the osphradium. The ganglionic cells (*G.c*) are seen scattered around the periphery of the chord, and also wedged in between the columnar cells of the surface. Several large multipolar cells (*Mp*) found in the series of sections. Greatly magnified.

Fig. 6. Mouth, pharynx, and a part of the oesophagus laid open from the dorsal side, to show the glandular structure and general arrangement of parts.  $\frac{1}{2}$ .

Fig. 7. A few of the varied shapes assumed by the blood corpuscles. (*I*) is a corpuscle that has been stained showing the large nucleus (*n*). All greatly magnified.

Fig. 8. Shows relation of the oviduct (*G.d*) to the external opening of the right nephridium (*Exr*), which is here seen from the inside.

Fig. 9. Auriculo-ventricular valve from the side of the auricle. *x*, *y* and *z* designate parts of the valve. 3 : 1.

- Fig. 10. The same valve seen from the side of the ventricle. 3:1.  
Fig. 11. Median longitudinal section through the head. The radula is cut directly through its center; the posterior end is broken off. The buccal sinus is outlined in color.  
Fig. 12. The left ctenidium turned back to reveal the position of the osphradium.  $\frac{1}{2}$ .  
Fig. 13. Dissection of the ocular tentacle, showing the eye with its nerves. Greatly enlarged.  
Fig. 14. The otocysts, showing their relation to each other. Greatly enlarged.  
Fig. 15. Cross-section of the pallio-pedal ganglia. Showing the fusion of these two cords. This figure is taken from a series of sections, no one of which had all the nerves given off. Greatly enlarged.

Plate 33.

Large Figure. Central nerves system, the cords are all necessarily enlarged. 2:1.

Small Figure. A part of the nerves of the head region enlarged to give a clearer idea of their branches.

# Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau des Hinterendes von *Ascaris megalocephala* und *Ascaris lumbricoides*.

Von

Dr. **Emil Voltzenlogel** in Mülhausen i. E.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Giessen.)

---

Hierzu Tafel 34—36.

So häufig die Ascariden auch schon zu Untersuchungen gedient haben, so weist die Kenntniss ihres anatomischen und histologischen Baues doch immer noch einige Lücken auf. Auch fehlt es in der Literatur nicht an Widersprüchen; hie und da haben mikroskopische Bilder falsche Auslegung erfahren, oder es sind Eigenthümlichkeiten nicht nur des einen Geschlechts irrthümlich auf das andere, sondern auf die ganze Familie übertragen worden, wie in dieser Arbeit an verschiedenen Stellen nachgewiesen werden soll.

Aus diesen Gründen empfahl mir mein Lehrer, Herr Prof. Dr. SPENGLER, das vorstehende Thema einer gründlichen Bearbeitung zu unterziehen.

Ich begann die Arbeit Ende des Jahres 1895 und beendete sie im Herbst 1897, nachdem ich zuvor meine Befunde nochmals einer eingehenden Revision unterzogen.

Ausser Querschnitten fertigte ich Längsschnitte an, und zwar sowohl Sagittal- als Horizontalschnitte. Die Zeichnungen führte ich möglichst getreu nach den mikroskopischen Präparaten aus, indem ich den Umriss derselben mit dem vorzüglichen neuen Zeichenapparat von R. WINKEL in Göttingen entwarf.

Von einer allgemeinen Darstellung der Morphologie der Ascariden habe ich abgesehen, weil dieselbe sich in den Werken von ANT. SCHNEIDER und LEUCKART ausführlich genug findet. Auch sind in neuerer Zeit die Cuticula und die Subcuticula der allgemeinen Decke mehrfach Gegenstand von Untersuchungen gewesen. Besonder

VAN BÖMMEL hat neuerdings eingehende histologische Beobachtungen über die Cuticula des Körpers und des Chylusdarms veröffentlicht<sup>1)</sup>.

Meine Arbeit beschäftigt sich mit Bildungen der Cuticula und Subcuticula im Endtheil des Verdauungstractus, ferner mit einigen zum Theil bis jetzt unbekanntem oder unvollständig bekannten Muskelapparaten und endlich mit dem hinter dem Analring gelegenen Theil des Nervensystems.

Wo im Text nicht besonders hervorgehoben, beziehen sich die Befunde auf beide Geschlechter der im Titel genannten Ascariden.

### Methoden der Härtung und Färbung.

Die Urtheile über Conservirungs- und Färbemethoden der bisherigen Untersucher der Nematoden widersprechen sich vielfach. Alle nach den bis jetzt bekannten Empfehlungen angefertigten Schnitte entsprachen nicht meinem Wunsche, so dass ich mich veranlasst sah, systematisch die verschiedensten Härtungsflüssigkeiten und Farbstoffe durch zu versuchen. Die Gewebe werden durch die Conservierungsflüssigkeiten meistens so verändert, dass sie nachher für gewisse Farbstoffe mehr oder weniger, ja sogar fast unempfindlich werden. Gerade durch die von Vielen verworfene 1proc. Chromtrioxydlösung, ferner durch die PERENYI'sche Flüssigkeit<sup>2)</sup>, habe ich bei meiner Färbemethode, welche zwar etwas Fertigkeit und Uebung verlangt, die geeignetsten Präparate für die mikroskopische Untersuchung erhalten. Zu diesem Zweck wurde frisches Material in eine der eben genannten frisch bereiteten Härtungsflüssigkeiten gebracht. Nach Verlauf von 12 Stunden wurden mittelst einer feinen Scheere, in Entfernungen von ca. 1—1 $\frac{1}{2}$  cm, ziemlich tiefe Einschnitte senkrecht zur Längsaxe in den Körper gemacht, um das Eindringen der Flüssigkeiten zu erleichtern. Nach einer weitem Einwirkung von 48 Stunden wurde das Material 24 Stunden lang in fließendem Wasser ausgewaschen. Hierauf behandelte ich die Würmer gradatim mit 70-, 80-, 90-, 93proc. und schliesslich mit absolutem Alkohol. In bekannter Weise brachte ich dann das Material in Alkohol-Chloroform, reines Chloroform und durch

1) Nach Abschluss meiner Arbeit ist noch eine Abhandlung von CARL TOLDT: „Ueber den feineren Bau der Cuticula von *Ascaris megalocephala*“, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 11, 1899, erschienen.

2) Die PERENYI'sche Flüssigkeit wird dargestellt durch Mischen von:

Salpetersäure 10 Proc.	120 ccm
Absoluter Alkohol	90 „
Chromsäurelösung 0,5 Proc.	90 „

eine gesättigte Lösung von Paraffin in Chloroform, hierauf in geschmolzenes Paraffin (Schmelzpunkt bei 52° C). Nachdem die so behandelten Würmer in gewohnter Weise geschnitten und zum Färben vorbereitet worden, wurden die Objectträger in kleinen Abtheilungen 5 Minuten lang in eine 5proc. alkoholische Fuchsinlösung (Alkohol von 90 Proc.) getaucht und sodann in einer 0,05proc. alkoholischen Pikrinsäurelösung (Alkohol von 90 Proc.) 1 Minute lang hin und her bewegt. Die Objectträger wurden alsdann mit absolutem Alkohol schnell abgewaschen und in Xylol gebracht, worauf die Einbettung in Canada-balsam erfolgte. Die auf diese Art und Weise dargestellten Präparate zeigen die chitinisirten Bestandtheile dunkelroth bis dunkel braunroth, die Musculatur rosa mit einem Stich ins Violette, die Ganglienzellen sowie Nerven peripher blassröthlich, central gelblich.

### Enddarm.

Wie allgemein bekannt, ist der hinterste Abschnitt des Darmcanals, wie bei allen Nematoden, so auch bei *Ascaris*, ein kurzes Rohr, das bald als Mastdarm, bald als Kloake, bald als Enddarm von den Forschern bezeichnet wird. Es setzt sich scharf von dem Chylus- oder Verdauungsdarm ab, indem es von einer Cuticula ausgekleidet ist, welche continuirlich in die der Haut übergeht. Beim Männchen nimmt dieses Darmstück unmittelbar unterhalb des Eintritts des Chylusdarms das Vas deferens, ferner etwas weiter nach hinten auf der dorsalen Seite die Spiculascheiden auf (Fig. 14 *ed*). ANT. SCHNEIDER nennt diesen Darmtheil bei beiden Geschlechtern „Mastdarm“.

LEUCKART findet, dass man nur den männlichen Ascariden einen „eigentlichen Mastdarm“ zusprechen könne (p. 182), indem er diesen Ausdruck für den Theil des in Rede stehenden Darmabschnitts verwendet, welcher von der Einmündungsstelle des Vas deferens bis zur Einmündung der Spiculascheiden reicht, den Rest bis zum After aber als „Kloake“ bezeichnet.

COBB benennt bei *Ascaris kükenthali* den verdauenden Theil des Darms als „Magendarm“, den nachfolgenden, mit einer Cuticula ausgekleideten als „Afterdarm“ (p. 45).

STADELMANN bezeichnet (bei *Strongylus convolutus* OSTERTAG) das ektodermale Darmstück als „Kloake“, als „Enddarm“ dagegen das Endstück des Chylusdarms (p. 169).

JAMMES nennt das Endstück des Chylusdarms „Rectum“. Darauf ist es zurückzuführen, dass er in seinen Thesen über die Nematoden

angiebt, es bestehe kein wichtiger Unterschied zwischen dem Mitteldarm und dem Rectum (p. 83).

BRAUN spricht nur von einem „ektodermalen Enddarm“, vermeidet den Ausdruck „Mastdarm“ ganz, doch benennt er bei der Beschreibung der Spicula den Endtheil dieses ektodermalen Enddarms als „Kloake“ (p. 205 u. 209).

HAMANN schildert bei der Gattung *Lecanocephalus* diesen Darmtheil als „Enddarm“ (p. 71). Bei der Beschreibung des männlichen Geschlechtsapparats bezeichnet er jedoch den Enddarm wieder als „Kloake“ (p. 81).

Ich schliesse mich im Folgenden denjenigen an, welche den fraglichen Darmabschnitt als „Enddarm“ bezeichnen. Es scheint mir zweckmässig, den Ausdruck „Mastdarm“, der von den verschiedenen Autoren in ungleichem Sinne verwendet wird, ganz zu vermeiden, zumal da er jeden Falls entbehrlich ist. Will man aber den Ausdruck „Kloake“, im Sinne von Geschlechtskloake, verwenden, so muss man ihn einerseits auf das männliche Geschlecht beschränken, andererseits den Enddarm in seiner ganzen Ausdehnung so nennen, da die Lage der Einmündungsstelle des Vas deferens auf der Grenze zwischen Enddarm und Chylusdarm, wenigstens bei den untersuchten *Ascaris*-Arten, nicht gestattet, einen Theil des Enddarms als Kloake zu unterscheiden.

Der Enddarm stellt ein kurzes, dorsoventral abgeplattetes Rohr dar, welches an seinem vordern Ende trichterförmig erweitert ist. In diese trichterförmige Erweiterung ragt das hintere Ende des Chylusdarms hinein, und zwar derart, dass zwischen beiden Darmwänden noch ein enger ringförmiger Zwischenraum besteht, der eine Art Rinne von trichterförmiger Gestalt darstellt (Fig. 14, 16 u. 17 *edr*); auf deren Bedeutung werde ich in den weitem Betrachtungen zurückkommen.

Beim Männchen wie beim Weibchen wird gegen das Ende des Chylusdarms hin das Lumen des letztern merklich enger, hauptsächlich dadurch, dass das Cylinderepithel des Chylusdarms höher wird, wobei zugleich die sonst senkrecht zur Darmwand stehenden Zellen sich mehr und mehr nach hinten neigen, so dass die hintersten fast parallel der Darmaxe zu liegen kommen. Das Epithel bietet daher auf Längsschnitten hier das Aussehen eines ausgebreiteten Fächers dar, namentlich bei dem Männchen auf der ventralen Seite über der Einmündung des Vas deferens.

Charakteristisch ist nun die Abgrenzung des Chylusdarms von dem Enddarm (Fig. 16). Nachdem das Epithel seine höchste Höhe erreicht hat,

fällt nämlich diese sehr plötzlich wieder ab und zwar so weit, dass die letzte Zelle sich nur wenig über die Basalmembran des Darms erhebt. Der aus Stäbchen gebildete Cuticularsaum des Chylusdarms (Stäbchenschicht, SCHNEIDER), welcher auf diesen Epithelzellen ruht, wird hier ebenfalls niedriger und hört mit der letzten Darmepithelzelle auf.

In Folge dieser Beschaffenheit seines Epithels stellt der Endabschnitt des Chylusdarms eine Art Verschlussklappe dar, welche durch die diesen Theil umschliessende Musculatur (siehe unten) in Thätigkeit gesetzt wird.

Wie bereits hervorgehoben, geht die Cuticula der Haut ununterbrochen in diejenige des Enddarms über. Die Wand des letztern ist thatsächlich, wie die Anatomie in Uebereinstimmung mit der Entwicklungsgeschichte lehrt, als eine Fortsetzung der Körperhaut aufzufassen und wird wie diese aus einer Cuticula und einer Subcuticula zusammengesetzt.

### 1. Cuticula.

Abgesehen von einigen Unterabtheilungen, zerfällt die Cuticula des Körpers in drei Hauptschichten (VAN BÖMMEL), nämlich in die Rindenschicht, homogene Schicht und Faserschicht. Letztere wird von der Subcuticula durch eine Basallamelle getrennt. Bei der Verfolgung der Cuticula durch den After in den Enddarm findet sich eine allgemeine Abnahme ihrer Dicke vor. Die Ringelung der Rindenschicht hört auf, die Schicht selber aber setzt sich, allmählich an Mächtigkeit immer weiter abnehmend, durch den ganzen Enddarm fort. Die homogene Schicht erstreckt sich ebenfalls unter allmählicher Abnahme ihrer Dicke über den ganzen Enddarm. Mit dem Aufhören der Ringelung der Rindenschicht endigt zugleich die Faserschicht. Die Basallamelle begleitet die Enddarmcuticula in ihrer ganzen Ausdehnung. Diese Befunde ergeben demnach, dass im vordern Theil des Enddarms an dessen Cuticula nur zwei Schichten zu unterscheiden sind, nämlich eine homogene Lage, welche gegen das Lumen hin von einer Rindenschicht bekleidet ist. Beachtung verdient das Verhältniss der Cuticula an ihrem Ende gegen den Chylusdarm. LEUCKART meint, „dass dieselbe mit der innern Auskleidung des Chylusdarms ebenso continuirlich wie mit der äussern Cuticularhülle des Körpers zusammenhängt, bedürfe kaum der ausdrücklichen Erwähnung“ (p. 57). Thatsächlich ist ein solcher Zusammenhang an dieser Stelle nicht vorhanden, sondern (Fig. 14, 16, 17) die Cuticula des Enddarms hört in geringer Entfernung

vom Ende des Chylusdarms am Grunde der oben erwähnten Rinne mit einem scharfen Rande auf, indem die homogene Schicht schwindet und die Rindenschicht sich um deren Rand mit der Basallamelle verbindet. Nach dieser Stelle jenseits tritt das Protoplasma gewisser, später zu beschreibender Zellen (der Subcuticularschicht des Enddarms) nackt an das Lumen heran, ein Befund, welchen JÄGERSKIÖLD bereits bei *Ascaris clavata* (1894, p. 488) geschildert und welchen auch HAMANN für *Lecanocephalus* in einer Abbildung richtig wiedergegeben hat (tab. 9, fig. 2).

## 2. Subcuticula.

Nicht so einfach sind die Verhältnisse des von der Cuticula begleiteten Gewebes. Der sich am After vollziehende Uebergang lässt keinen Zweifel darüber zu, dass wir es mit einer Fortsetzung der als Subcuticula bezeichneten Hautschicht zu thun haben. Allein dieselbe zeigt am Ende des Enddarms einen Bau, welcher sehr erheblich von der Subcuticula der Körperhaut abweicht. Ganz mit Recht sagt JÄGERSKIÖLD (p. 488): „Die Subcuticula des Rectums weist nicht nur Kerne, sondern auch Zellgrenzen auf“. Unter diesen Zellen sind verschiedene Gruppen zu unterscheiden. Zunächst finden wir um das Vorderende des Enddarms herum einen Ring von 4 grossen Zellen, die mit breiter Basis der Cuticula aufliegen und sich leicht bogenförmig ziemlich weit analwärts erstrecken. Beim Männchen, wo der Enddarm verhältnissmässig eng ist, liegt von den Zellen je eine über, unter, rechts und links an dem cuticularen Enddarmrohr (Fig. 8 *sce*). Beim Weibchen dagegen, wo der Breitendurchmesser des Enddarms den Höhendurchmesser bedeutend übertrifft, kommen die seitlichen Zellen mehr unter das Enddarmrohr zu liegen. Auch ist unter den Zellen keine so deutliche Begrenzung zu erkennen wie beim Männchen. Weiter nach hinten ist die Subcuticula von ähnlichen Zellen gebildet, die erheblich kleiner, jedoch immerhin noch von recht ansehnlicher Grösse sind. Ihre Zahl lässt sich nicht genau feststellen, da sie nicht so regelmässig angeordnet sind wie die vordern. Sie liegen vorzugsweise in den seitlichen und ventralen Theilen der Enddarmwand. Der Leib jeder der 4 vordern grossen Zellen zerfällt in zwei ziemlich scharf von einander gesonderte Theile, einen kleinern, in welchem das Protoplasma dichter und mit zahlreichen Körnchen beladen ist, und einen grössern von heller Beschaffenheit. In letzterm liegt der verhältnissmässig nicht sehr grosse, bläschenförmige Kern. Der dichtere, körnchenreiche Theil nimmt das vordere Ende der Zelle ein und tritt

in den oben erwähnten cuticulafreien Streifen am Grunde der Rinne an das Lumen des Enddarms.

Einen weitem besondern Bestandtheil der vordern 4 grossen Zellen bilden Fasern. HAMANN beschreibt sie von *Lecanocephalus*, bei dem übrigens nach seiner Darstellung hier nicht 4, sondern nur 2 Zellen vorhanden sind: „Radiäre Fasern durchziehen die Zellsubstanz“ (p. 72). In Wirklichkeit sind die Fasern nicht, wie man nach HAMANN's Ausdruck vermuthen sollte, von einem Mittelpunkt aus radiär angeordnet, sondern sie entspringen sämmtlich am vordern Rande der Zellen, und zwar an der hier endigenden Basalmembran des Chylusdarms (unter letztem beim Männchen noch an der ebenfalls hier endigenden Basalmembran des Ductus ejaculatorius) und ziehen von hier, auf dem Längsschnitt fächerartig ausstrahlend, gegen die Cuticula des Enddarms, an welche sie sich in verschiedenen Abständen anheften.

Ueber die Natur dieser Fasern kann ich zu keiner sichern Entscheidung kommen. Es sind vielleicht Muskelfibrillen, doch färben sie sich nicht in allen Präparaten wie diese und scheinen auch etwas feiner zu sein. In den weitem hintern Zellen sind solche Fasern nicht vorhanden.

Aussen auf die 4 vordern Zellen lagert noch ein weiterer Ring, der aus weniger zahlreichen, aber grössern Zellen besteht (Fig. 9 *dr*).

Diese Zellen sind schon vielen Beobachtern aufgefallen. Doch besteht weder in Bezug auf ihre Zahl noch in Bezug auf ihre Function, ja selbst nicht einmal hinsichtlich ihrer histologischen Deutung Einigkeit unter diesen.

Nach SCHNEIDER (p. 214) „legt sich dicht hinter dem Vorderende [des Enddarms] auf seine Bauch- und Rückenseite ein starkes Querband. Das der Rückenseite enthält einen grossen Kern in seiner Mitte, das der Bauchseite je einen auf der Seite. Es scheinen diese Querländer nur aus dem allerdings eigenthümlich modificirten Gewebe zu bestehen . . . Die 3 Kerne der Querbalken finden sich weit verbreitet, so bei allen *Ascaris*-Arten, nur hat sich mitunter die den Kern umgebende Substanz eiförmig erhoben, und es gewinnt dann den Anschein, als ob 3 Zellen den Mastdarm umgeben“ (tab. 21, fig. 11).

LEUCKART spricht (p. 57) von „einigen neben dem Mastdarm liegenden einzelligen Drüsen von ansehnlicher Grösse, die mittelst eines schlanken Ausführungsgangs an der Seite des Afters ausmünden“.

HESSE bildet (tab. 24, fig. 14) auf dem Querschnitt durch das männliche Hinterende die fraglichen Zellen ab, bezeichnet sie aber im

Text (p. 556) als „3 dem Enddarm seit- und rückenwärts aufliegende Gewebepolster“.

JÄGERSKIÖLD äussert (p. 514), er sei „bei *Ascaris clavata* in der Lage gewesen, die 3 angeschwollenen, birnförmigen Zellen, die das Rectum umgeben, untersuchen zu können. Ich glaube, gefunden zu haben, dass diese Zellen eine Art Drüsen sind, die durch Fortsätze einen Theil ihres Inhalts in die Oeffnung zwischen der Cuticula des Rectums und der Zellbekleidung des Darms entleeren. Bei *Ascaris megalcephala* sind diese Zellen zu einer Art Syncytium verschmolzen und bilden ein zusammenhängendes Band um das Rectum. Es enthält 3 Kerne, die allerdings viel grösser sind als die in den meisten andern Organen gewöhnlichen, aber in ihrer Structur vielen von diesen gleichen. Ihr ganzer, von einer Membran zusammengehaltener Inhalt besteht aus chromatophilen Körnern. Auch dieses Band zieht sich zwischen der Cuticula des Rectums und dem Epithel des Darms hin, ungefähr so wie bei *Ascaris clavata*. Wahrscheinlich functionirt es als eine Art Drüse.“

Bei *Ascaris transfuga* hat SHIPLEY die 3 Zellen, eine dorsal und zwei ventral vom Enddarm, beobachtet.

Endlich schildert HAMANN von *Lecanocephalus* (p. 72) „3 grosse Zellen, die mit ihren kugeligen Zelleibern frei in der Leibeshöhle liegen. Je 2 dieser Zellen liegen auf der Ventralseite, eine auf der Ventralseite, eine auf der Dorsalseite. Vermuthlich sind diese 3 Zellen Drüsenzellen.“

Die Autoren stimmen darin überein, dass den Enddarm 3 Körper umgeben, welche die meisten von ihnen als Zellen betrachten, während HESSE, der die 3 in ihnen gelegenen Kerne als Bläschen von wahrscheinlich excretorischer Function ansieht, es vorzieht, sie mit dem Namen „Gewebepolster“ zu belegen. Ferner neigen die meisten zu der Meinung, dass es einzellige Drüsen sind.

Nach meinen eigenen Beobachtungen kann ich zunächst die Angabe über die Zahl der Zellen nicht bestätigen. Beim Männchen finden sich sowohl bei *Ascaris megalcephala* als auch bei *Ascaris lumbricoides* 6 Zellen: eine und zwar die grösste liegt median auf der dorsalen Seite zwischen den Spiculascheiden, je eine, etwas kleinere, lateral und 3 noch kleinere an der ventralen Seite. Eine jede von ihnen ist mit einem Kern ausgestattet. In dem meiner Abbildung zu Grunde liegenden Schnitt waren 5 derselben getroffen, der 6. fand sich im folgenden Schnitt. Die 3 letztern sind bisher übersehen worden. Beim Weibchen dagegen finde ich thatsächlich nur 3 Zellen

oder wenigstens nur 3 Kerne; die 3 ventralen des Männchens fehlen hier. Auch die Gestalt der Zellen ist beim Männchen und Weibchen nicht ganz übereinstimmend. Das gilt besonders von der dorsalen Zelle, welche bei dem Männchen zwischen die Spiculascheiden eingezwängt ist und dadurch bei beträchtlicher Höhe eine nur geringe Breite erhalten hat (Fig. 9; vgl. auch fig. 14, tab. 24, von HESSE). Bei dem Weibchen ist die entsprechende Zelle viel niedriger, nimmt dagegen die ganze Breite der Rückenseite des Enddarms ein. Die ihr von JÄGERSKIÖLD zugeschriebene birnförmige Gestalt zeigt sie nur auf dem sagittalen Längsschnitt; sie wird hervorgerufen durch einen stielartigen Fortsatz, den sie in der Richtung gegen die ringförmige Rinne am vordern Ende des Enddarms entsendet und den JÄGERSKIÖLD als einen Ausführungsgang betrachten möchte. HAMANN giebt ihr auf dem sagittalen Längsschnitt (tab. 9, fig. 2) einen nach hinten gerichteten Fortsatz, durch den sie hinter den 4 grossen Subcuticularzellen an die Cuticula herantritt. Bei den von mir untersuchten *Ascaris*-Arten ist ein solcher hinterer Fortsatz sicher nicht vorhanden. Dagegen zeigen Querschnitte deutlich, dass die Zelle bei dem Männchen durch 2 unter den Spiculascheiden hinziehende seitliche Fortsätze mit den lateralen Drüsenzellen in Verbindung steht. Beim Weibchen geht die Zelle in voller Breite in die seitlichen Zellen über, so dass die drei ein zusammenhängendes Band darstellen. Grenzen zwischen der dorsalen und den seitlichen Zellen habe ich bei dem Männchen nicht erkennen können, so dass ich JÄGERSKIÖLD's Angabe, dass sie ein Syncytium bilden, bestätigen muss. Dagegen finde ich zwischen den ventralen und den seitlichen eine ziemlich scharfe Grenzlinie. Uebrigens sind diese Zellen, im Besondern auch die dorsale, streckenweise aufs innigste mit den ihnen anliegenden 4 vordern Subcuticularzellen verschmolzen. Die syncytiumartige Beschaffenheit mag dazu beigetragen haben, HESSE zu bewegen, diese Körper nicht als Zellen zu betrachten; vor allem aber ist er dazu veranlasst worden durch die Beschaffenheit der Kerne. Dieselben sind in der That Bläschen von aussergewöhnlicher Grösse; aber ich kann JÄGERSKIÖLD nur völlig zustimmen, wenn er (p. 515) erklärt, „in ihrer Structur gleichen sie vielen Kernen anderer Organe vollständig“; ich verweise im Besondern auf den gewaltigen Kern des Excretionscanals und auf die Kerne im Bulbustheil des Schlundes. Uebrigens vermitteln die Kerne der beiden lateralen Drüsenzellen, auch in Bezug auf ihre Grösse, zwischen dem gewaltigen Kern der dorsalen und den durchaus unverkennbaren gewöhnlichen kleinen der ventralen Zellen. Diese grossen

Kerne sind stets mit einer zwiebelschalenartig geschichteten Membran umhüllt und enthalten in ihrem Innern Körner und Körnchen von verschiedener Grösse und ungleicher Färbbarkeit, während ich von einem netzartigen Gerüst, wie HAMANN es bei *Lecanocephalus* sehr deutlich beobachtet hat, nichts gesehen habe.

Auf die Frage, ob diese Zellen Drüsen sind, könnte man eine Antwort erwarten, indem man die Structur des Zelleibs genau untersucht. Das ist aber bei der grossen Mannigfaltigkeit der Bilder, die man in den Präparaten verschiedener Exemplare antrifft, mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Bisweilen fand ich das Protoplasma in eine dünne, dichtere Rindenschicht und eine schaumige Markmasse geschieden. In andern Fällen waren diese Substanzen unregelmässig in der Zelle vertheilt. In manchen Präparaten erwies sich das Protoplasma als ganz frei von körperlichen Einschlüssen. Nicht selten aber waren solche vorhanden, bald in Form von grössern und kleinern, stark lichtbrechenden Kügelchen, die an die Dotterkörper von Eizellen erinnern, bald waren es Anhäufungen von kleinern Körnchen. Gelegentlich machten letztere nach ihrer Färbung den Eindruck von Chromatinbrocken. Bei *Ascaris lumbricoides* habe ich grosse, farblose Blasen gesehen. Alle diese Beobachtungen scheinen mir mit der Deutung der Zellen als Drüsen wohl vereinbar zu sein, wenn sie auch nicht ausreichen, sie zu beweisen. Gestützt wird dieselbe besonders dadurch, dass das Protoplasma des Excretionscanals in der Umgebung seines grossen Kerns ähnliche Structurverhältnisse aufweist. Die Existenz eines besondern Ausführungsgangs und vollends eines in der Nähe des Afters ausmündenden, wie LEUCKART ihn angiebt, muss ich entschieden in Abrede stellen.

### Musculatur des hintern Körperabschnitts.

#### 1. Der Schliessmuskel des Chylusdarms und seine Antagonisten.

Den von mir untersuchten *Ascaris*-Arten kommt ein Schliessmuskel zu, der das hintere Ende des Chylusdarms umgiebt. Dies finde ich zuerst eingehender bei SCHNEIDER berichtet, der (p. 214) ausdrücklich erwähnt, dass ein Sphincter recti nicht existire, „wohl aber ist der Darm kurz vor seinem Eintritt in den Mastdarm von einem breiten, musculösen Sphincter umgeben“.

Bei LEUCKART finde ich diesen Schliessmuskel nicht ausdrücklich angeführt. Er schreibt nur (p. 57), dass „die Aussenfläche des Mast-

darms sehr allgemein von einer Muskellage umgeben wird“, und spricht bei der Betrachtung von *Ascaris lumbricoides* (p. 183) davon, dass „das hintere Ende des Chylusdarms von einer Anzahl Längsmuskelfasern übersponnen“ sei.

Eine ausführliche Schilderung des „prärectalen Spincters“ von *Ascaris megalcephala* haben im Jahre 1894 GILSON u. PANTEL gegeben. HAMANN dagegen hat bei *Lecanocephalus* einen den Enddarm umschliessenden Sphincter beschrieben (p. 72), ebenso wie JÄGERSKIÖLD bei *Ascaris clavata* (p. 488). Nach den durch klare Abbildungen belegten Angaben der beiden letzt genannten Autoren kann es keinem Zweifel unterliegen, dass die Lage des Sphincters bei den Arten der Gattung *Ascaris* wechselt, indem er bei einigen (*Ascaris megalcephala* und *A. lumbricoides*) den hintern Theil des Chylusdarms, bei andern (*Ascaris clavata*) — und ebenso bei *Lecanocephalus* — den vordern Theil des Enddarms umgiebt. Nach dem übereinstimmenden Bau kann es trotzdem nicht zweifelhaft sein, dass es sich um homologe Muskelapparate handelt. Der Schliessmuskel (Fig. 14, 16, 17 ms) besteht bei den von mir untersuchten *Ascaris*-Arten aus einem dicken, breiten Bündel von Muskelfibrillen, welche den Darm in gleicher Stärke und ohne Unterbrechung ringförmig umfassen. An der Aussenfläche liegt ihm ein Ueberzug von Protoplasma auf, der an der dorsalen Seite polsterartig verdickt ist und hier einen einzigen grossen Kern einschliesst. Der Sphincter ist demnach von einer einzigen Zelle gebildet, eine Thatsache, welche zuerst von JÄGERSKIÖLD (p. 488) und bald darauf unabhängig von ihm durch GILSON u. PANTEL beobachtet worden. In meinen Präparaten liegt der Kern niemals median, sondern immer etwas seitlich. Ausser einigen feinen Fortsätzen an die Umgebung giebt das Protoplasma der Schliessmuskelzelle dorsal einen stärkern, etwas nach vorn gerichteten Fortsatz an den Rückennerven behufs Innervirung ab.

Dem Schliessmuskel wirkt ein Muskelapparat entgegen, dessen Aufgabe es ist, den Enddarm zu erweitern. Eine nähere Beschreibung desselben für *Ascaris* geben, so viel ich gesehen habe, zuerst GILSON u. PANTEL. Ich lasse dieselbe hier wörtlich folgen:

„Musculature antagoniste du sphincter. Elle est un peu variable suivant les espèces. Nous signalerons seulement les caractères qu'elle affecte chez l'*Ascaris megalcephala*. Deux cellules, des plus singulières par le développement de leurs prolongements et par la multiplicité des rapports établis par ceux-ci avec les organes voisins, fonctionnent comme muscles dilatateurs de l'intestin et aussi comme releveurs du bourrelet intestinal qui fait saillie dans le rectum. La fig. 2 qui

synthétise les données fournies par deux sections successives, montre que leur ensemble constitue un anneau irrégulier, d'où se détachent des prolongements multiples, dont les principaux affectent une direction plus ou moins radiale. De ces prolongements radiés, les uns sont divergents et se dirigent vers l'enveloppe cutanée pour y prendre appui, les autres s'étalent du côté de l'intestin et fournissent des branches obliques qui s'insinuent entre le sphincter et l'intestin, pour s'attacher à ce dernier. Il paraît y avoir normalement quatre traînées d'insertion cutanée. Il existe en outre des bras affectés spécialement à l'innervation.

Nous n'avons jamais trouvé que deux noyaux dans le système complexe et nous devons le considérer comme formé de deux cellules, assez faciles à individualiser. Les noyaux sont situés un peu au-dessus du sphincter, dans une bande qui fait partie de l'anneau général et s'applique contre la face ventrale de l'intestin. Elle est transversale chez la femelle (fig. 2) et s'étend longitudinalement chez le mâle.“

In den Hauptzügen kann ich nach meinen Beobachtungen diese Darstellung bestätigen. Vor allem ist es richtig, dass der ganze complicirte Apparat aus nur 2 Zellen gebildet ist, deren Kerne rechts und links an der ventralen Seite des Darms gelegen sind (Fig. 12 *md*). In einigen Punkten bestehen aber Abweichungen. So muss ich zunächst hervorheben, dass gewisse Unterschiede zwischen den Männchen und den Weibchen vorhanden sind und dass auch die Männchen von *Ascaris megalocephala* und *A. lumbricoides* unter einander nicht völlig übereinstimmen.

Der grössere Theil dieser beiden Muskelzellen erscheint fast ausschliesslich von Fibrillen eingenommen, etwas grössere Protoplasmanhäufungen finden sich nur in der Umgebung des Kerns. Letzterer ist trotz der ausserordentlichen Ausdehnung der Zelle verhältnissmässig klein, kaum doppelt so gross wie die gewöhnlichen Muskelkerne und nur etwa  $\frac{2}{3}$  so gross wie der Kern der Schliessmuskelzelle sein.

Ich beginne mit den Weibchen, welche in Folge des Mangels der Spicula und der Bursalmusculatur etwas einfachere Verhältnisse darbieten. Von jeder Zelle gehen strahlenartig 4 Bündel von Fibrillen aus, welche sich zwischen den Zellen des Hautmuskelschlauchs an die Cuticula anheften, 2 in der dorsalen, 2 in der ventralen Hälfte (Fig. 12 *md*). Das dorsale Bündel setzt sich zwischen der Rückenlinie und der Seitenlinie, etwas näher der erstern, an, das dorsolaterale an der dorsalen, das dorsoventrale an der ventralen Seite der Seitenlinie, das ventrale zwischen Seitenlinie und Bauchlinie wiederum der letztern

etwas näher. In ihrem Verlauf von der Darmwand zur Haut erfahren die Bündel alle eine Drehung um ihre Axe, derart, dass ihre Ansatzpunkte am Darm ungefähr in einer Querschnittsebene liegen, ihre Ursprungspunkte an der Haut aber in die Längsrichtung fallen (vgl. Fig. 12 u. 14 *md*). Ausserdem giebt jede Zelle einen Innervierungsfortsatz ab, welcher an die Bauchlinie tritt. Das Männchen von *Ascaris lumbricoides* schliesst sich den Weibchen der beiden Arten nahe an. Ein Unterschied ist hauptsächlich dadurch bedingt, dass die Seitenlinien hier beträchtlich weiter von der Bauchlinie entfernt und der Rückenlinie genähert sind. Dadurch erscheint der Ursprung der dorso-lateralen und ventrolateralen Bündel, welche zu den Seitenlinien die ursprünglichen Beziehungen bewahren, etwas weiter dorsalwärts hinauf gerückt (Fig. 13). Aber auch das dorsale Bündel entspringt etwas näher der Rückenlinie, augenscheinlich veranlasst durch die zwischen die beiden dorsalen Bündel eingeschobenen Spiculascheiden. Die ventralen Bündel kreuzen sich mit den ventralen Abschnitten der Bursalmuskelzellen. Bei dem Männchen von *Ascaris megalcephala* sind die Seitenlinien des hintern Körperabschnitts noch weiter gegen die Rückenlinie hinauf gerückt. Die dorsolateralen Bündel haben die typische Beziehung zu ihnen bewahrt, entspringen also an ihrem dorsalen Rande. Der Ursprung der ventrolateralen ist aber um ein beträchtliches Stück vom ventralen Rande der Seitenlinie abgerückt und liegt ungefähr in der Mitte der Seite des Körpers, ziemlich genau halbwegs zwischen dem Ursprung des dorsolateralen und des ventralen Bündels. Diejenige Bursalmuskelzelle, welche sich mit dem ventralen Bündel kreuzt, entsendet noch einen schwächern Nebenast, der sich neben dem Ursprung des letztern anheftet (Fig. 11).

Zu meinen Abbildungen bemerke ich, dass dieselben in so fern schematisch sind, als ich die strahlenförmigen Faserbündel sämmtlich in die eine Schnittebene eingetragen habe, obwohl sie zum Theil (siehe Fig. 14) einen sehr stark geneigten Verlauf nehmen.

Bei *Lecanocephalus* beschreibt HAMANN Muskelzellen, welche sich an dem vordern Ende des Enddarms anheften und diesen öffnen. Auf ihre Anordnung geht er nicht näher ein. Dass sie sich bei dieser Gattung am Enddarm anheften, hängt wohl damit zusammen, dass hier auch der Schliessmuskel den Enddarm und nicht, wie bei den von mir untersuchten Arten, den Chylusdarm umgreift.

## 2. Musculatur des Ductus ejaculatorius.

Die sehr nahen Beziehungen, welche die netzförmige Musculatur

des Ductus ejaculatorius zu dem soeben besprochenen Muskelapparat aufweist, veranlasst mich, näher auf jene einzugehen, obwohl ich im Uebrigen die Verhältnisse des männlichen Geschlechtsschlauchs nicht zu berücksichtigen gedenke.

Gegenüber SCHNEIDER und LEUCKART, welche in der Musculatur des Ductus ejaculatorius ein selbständiges System erblickt, hatten GILSON u. PANTEL die Behauptung angestellt, dasselbe sei nicht autonom, sondern „formée par l'enchevêtrement et l'anastomose fréquente de prolongements envoyés par les fibres bursales d'une région déterminée“.

Ich habe mich durch meine Untersuchung überzeugt, dass dieses System nicht selbständig ist; dagegen kann ich nicht bestätigen, dass es von den Bursalmuskeln abhängig ist. Diese berühren zwar dieses Muskelsystem, aber ein Uebertreten von Fasern der Bursalmusculatur in den Compressor des Ductus ejaculatorius ist nicht nachweisbar. GILSON u. PANTEL sind ohne Zweifel durch die Protoplasmafortsätze, welche die Bursalmuskelzellen zur Innervirung an den Bauchnerven senden, durch Querschnittsbilder, wo die Plasmafortsätze den Ductus ejaculatorius ventral umgreifen, zu der Annahme verleitet worden, dass dieselben das oben genannte Muskelsystem bilden.

Den Ursprung nimmt dieses Muskelfasernetz vielmehr von den 2 grossen Dilatatorzellen des Darms. Kopfwärts geben diese je einen starken Protoplasmafortsatz ab, der sich nach kurzem Verlauf sofort in 2 gleich starke Aeste theilt, wovon der eine seitlich dorsal, der andere seitlich ventral auf dem Ductus ejaculatorius nach vorn verläuft (siehe Fig. 10). Von diesen Fortsätzen gehen wieder zahlreiche kleinere Querfortsätze ab, die nicht nur unter einander anastomosiren, sondern ebenfalls mit den Aesten der Zelle der andern Seite netzartig in Verbindung stehen. Die Fortsätze sind alle bandförmig. In den hintern Theilen überwiegt noch das Protoplasma, und die Muskelfibrillen sind vorzugsweise an der Peripherie der protoplasmatischen Stränge gelegen. Weiter nach vorn tritt das Protoplasma mehr zurück, so dass die Stränge fast ausschliesslich von Muskelfibrillen eingenommen sind.

Auf welche Weise dieses Netzwerk am Anfang des Ductus ejaculatorius endigt, habe ich nicht feststellen können, da meine Präparate nicht so weit reichten. Nach hinten zu entsenden die es liefernden Zellen, welche nicht unmittelbar an der Ausmündung des Vas deferens, sondern etwas vor dem Darmsphincter liegen, Fortsätze, die ein eben solches Netzwerk um den kurzen hintern Theil des Ductus ejaculatorius

bilden. Ventral bemerkt man zu beiden Seiten des letztern einen stärkern, longitudinal nach rückwärts laufenden Fortsatz. Dieser hintere Theil des Netzwerks endigt dicht vor der Enddarmrinne hinter dem Schliessmuskel, mit welchem es ebenfalls verwachsen ist. Seinen Abschluss stellt ein schwacher Faserring dar, der sich um die schräg nach aufwärts gerichtete Mündung des Ductus ejaculatorius legt.

### 3. Musculatur des Enddarms.

Etwas vor der Mündung der Spiculascheiden in den Enddarm heftet sich beim Männchen jederseits eine schwächige, lang gestreckte Muskelzelle, welche am ventralen Rande der Seitenlinie entspringt und seitlich an den Spiculascheiden vorbeizieht, an den dorsalen Rand des Enddarms an. Eine kleine Strecke hinter der Mündung der Spiculascheiden kommt jederseits eine ähnliche, lang gestreckte Muskelzelle vom dorsalen Rande der Seitenlinie her, theilt sich über dem Enddarm in zwei Schenkel, wovon der eine median, der andere etwas seitlich sich der Rückenfläche des Enddarms ansetzt. Die Kerne dieser Zellen liegen ungefähr in der Mitte zwischen beiden Ansatzpunkten in einer kleinen Protoplasmamasse, welche von den Fibrillen allseits eingeschlossen wird. Der Function nach werden diese Zellen wohl als Heber der dorsalen Enddarmwand wirken. Beim Weibchen sind mehrere solcher Zellen vorhanden, die länger, aber noch schwächiger sind und jederseits eine Reihe bilden. Sie beginnen dicht hinter dem Drüsenring, laufen vom dorsalen Rande der Seitenlinie nach dem Enddarm und hören an der Analöffnung auf, wo die Fibrillen in zwei Bündel zerfallen. Das eine Bündel behält die frühere Richtung gegen die dorsale Enddarmwand bei, während das andere an der seitlichen Wand am Rande des Afters sich befestigt. An der entsprechenden Stelle befestigen sich beim Männchen die gerade neben der Analöffnung liegenden Zellen der Bursalmusculatur, welche vor dem After bis an die Basis der ventralen Medianlinie sich erstrecken.

Bei der Enddarmmusculatur von *Lecanocephalus* beschreibt HAMANN einen Muskelapparat, der aus einer Hförmigen Zelle besteht und „die Oeffnung des Enddarms nach aussen regulirt“ (p. 72). Eine ähnlich gestaltete Muskelzelle habe ich bei den von mir untersuchten Ascariden ebenfalls vorgefunden, indessen erst hinter der Afteröffnung, im Anfangstheil des Schwanzes; ich werde daher erst im folgenden Abschnitt darauf eingehen.

#### 4. Musculatur des Schwanzes.

Unmittelbar hinter der Analöffnung heften sich zu beiden Seiten der Bauchlinie die Fasern dreier im Schwanz gelegener Muskelzellen an, einer mittlern stärkern und je einer seitlichen schwächern. Die seitlichen entspringen neben dem dorsalen Rande der Seitenlinien. Das den Kern umschliessende Protoplasma liegt in der Axe dieser Zellen. Sie verlaufen bei dem Männchen ungefähr parallel den Bursalmuskelzellen, medianwärts von diesen. Bei dem Weibchen fehlen die letztern.

Sehr viel kräftiger ist die mittlere Zelle. Sie besitzt einen grossen, annähernd würfelförmigen Körper, in dessen Mitte der Kern gelegen ist, und von dessen obern und untern Seitenkanten je 2 Fortsätze ausgehen. In Folge dessen bietet die Zelle auf dem Querschnitt eine etwa Hförmige Figur dar (Fig. 15 *m*).

Die 2 dorsalen Fortsätze setzen sich zu beiden Seiten der Rückenlinie, die ventralen zu beiden Seiten der Bauchlinie an. Nach ihrer Befestigungsweise zu urtheilen, müssen diese Zellen eine Abplattung des Schwanzes bewirken und dadurch wahrscheinlich zur Oeffnung des Afters beitragen.

In der übrigen Musculatur des Schwanztheils zeichnen sich noch 3 weitere Muskelzellen durch Grösse, Verlauf und Anheftungsweise aus. Alle drei verlaufen longitudinal; die grösste liegt an der Rückenseite, die beiden andern unter sich gleich grossen seitlich im ventralen Theil der Schwanzhöhle. Die dorsale hat die Gestalt eines breiten Bandes, das sich von einer Seitenlinie bis zur andern erstreckt (Fig. 20 *ml*<sub>1</sub>). Sie entspringt, wie auch die beiden seitlichen, unweit des Schwanzendes an der Stelle, wo dessen Lumen aufhört. Nach vorn hin theilt sie sich, indem sie der dorsalen Körpermusculatur Platz macht, und verläuft mit 2 Aesten an dem dorsalen Rande der Seitenlinien, um schliesslich neben den oben beschriebenen vordern, seitlichen, dorsoventralen Schwanzmuskeln, etwa auf der Höhe des Afters, zu endigen. Die seitlichen sind beim Männchen ebenfalls bandförmig, während sie beim Weibchen nur etwas abgeplattete Cylinder darstellen. In ihrem hintern Abschnitt nehmen sie den Raum zwischen der Bauchlinie und der Seitenlinie ein. Nach vorn hin aber werden sie dünner und verlaufen als mässig starke, cylindrische Stränge durch die Schwanzhöhle, bis sie sich auf der Höhe der Dilatoren des Darms unten neben deren ventrolateralen Aesten an die Körperwand anheften.

Eine Abweichung von dieser Anheftungsweise erfahren die beiden Zellen jedoch beim Männchen von *Ascaris lumbricoides* in so fern, als

sich hier die ventrolateralen Arme der Dilatatoren zwischen den Seitenlinien und der Bursalmusculatur ansetzen. In Folge dessen rückt hier die Anheftungsstelle der Zellen ventral neben diejenige der Bursalmusculatur. Das Protoplasma aller 3 Zellen ist bei den Männchen an den Stellen, wo der Kern gelegen ist, gegen die Schwanzhöhle hin nicht von Fibrillen umschlossen. Die Aufgabe dieser 3 Muskelzellen dürfte die Bewegung der Schwanzspitze sein.

### Spicularapparat.

Die allgemeine Anordnung des Spicularapparats kann als hinlänglich bekannt vorausgesetzt werden. In einer grossen Reihe von Punkten stimmen die seitherigen Beobachtungen über den Bau desselben vollständig überein. Eingehendere Untersuchungen, im Besondern über die Histologie desselben, sind aber in neuerer Zeit nicht veröffentlicht worden. Die auch in den Lehrbüchern zum Ausdruck gelangende Auffassung geht im Allgemeinen dahin, dass die Spicula borstenförmige Cuticularbildungen sind, die sich aus dem Grunde von taschenförmigen „Scheiden“ erheben und durch einen an diese sich ansetzenden Muskelapparat aus der Afteröffnung hervorgestreckt, bezw. zurückgezogen werden können. Allein schon die Darstellung, welche SCHNEIDER vom Bau der Spicula giebt, stimmt nicht völlig mit dieser Auffassung überein. Nach ihm (p. 244) kann die chitinöse Masse des Spiculums „auch ein Rohr bilden, welches eine weiche, körnige Masse einschliesst. Ja, es kann auch aus mehreren Schichten bestehen, z. B. bei *Ascaris megalcephala* (tab. 22, fig. 2), wo auf eine äussere feste Schicht eine feinkörnige und wieder eine feste Schicht folgt, welche die grosse innere, mit körniger Masse erfüllte Höhlung umschliesst.“

Die jetzt so allgemein verbreitete Ansicht scheint sich auf LEUCKART zurückzuführen, der zwar von einem Axenstrang und zwei oder drei diesen umgebenden peripherischen Lagen spricht (p. 72), die Spicula aber ausdrücklich als „völlig solide Chitinbildungen, gewissermassen Borsten“ bezeichnet, „die sich vom Boden der Penistasche erheben oder vielmehr richtiger durch Erhebung und Chitinisirung dieses Bodens ihren Ursprung genommen haben“. Ich werde im Folgenden die Unrichtigkeit dieser Auffassung nachweisen. Zunächst wenden wir uns zur Betrachtung der

### Spiculascheiden.

Die Scheiden stellen zwei lang gestreckte, cylindrische Säcke oder Taschen dar, die auf der dorsalen Wand des Enddarms und des hintern

Theils des Chylusdarms gelegen sind und mit einer gemeinschaftlichen Mündung eine kurze Strecke vor dem After sich in den erstern öffnen. Sie stellen sich nach dem Bau ihrer Wand als Ausstülpungen des Enddarms dar, an deren Bildung die Cuticula, die Subcuticularschicht und eine Muskellage betheiligt sind.

a) *Cuticula*. Um die Einmündung herum zeigt sich die Cuticula ein wenig verdickt, dann aber wird sie beträchtlich dünner als im Enddarm, und nur ganz allmählich nimmt sie gegen den Grund der Tasche hin wieder ein wenig an Dicke zu. Auf der ganzen Strecke zeigt sie eine mit der Cuticula des Enddarms übereinstimmende Schichtung (Fig. 1—3 *cut*).

b) *Subcuticula*. Nach aussen von der Cuticula findet sich, diese um das Mehrfache an Dicke übertreffend, eine der Subcuticularschicht des Enddarms entsprechende und an der Mündung in diese übergehende Lage von Zellen (Fig. 3 *scs*, 8, 9, 11). Dieselben sind durch vielfach sehr deutliche Grenzen von einander getrennt, in der Richtung des Organs lang ausgezogen, scheinen aber im grössern Theil der Scheide nicht nach einem ganz bestimmten Gesetz angeordnet zu sein: es sind nach der Zahl der Kerne 9—12 vorhanden. Gegen den Grund der Scheide ist ein Ring von weitem 6 lang gestreckten und recht regelmässigen, wenn auch nicht gleich grossen Zellen mit grossen Kernen vorhanden. Auf dem Querschnitt machen sie ganz den Eindruck eines Epithels, als welches sie HAMANN bei *Lecanocephalus* (p. 81) beschrieben hat. Auf Längsschnitten dagegen (Fig. 1, 2) erscheinen sie als ein zusammenhängender protoplasmatischer Belag der Cuticula, in dem man hier und da einen Kern antrifft.

c) *Musculatur*. Die äusserste, an Mächtigkeit ungefähr der Subcuticularschicht entsprechende Lage, wird von einer Muscularis gebildet, welche wie ein geschlossener Mantel die innern Theile rings umhüllt (Fig. 3 *mp*). Sie ist aus 4 breiten und lang gestreckten Zellen zusammengesetzt, die sich vom Grunde der Scheide bis zur Einmündung erstrecken. Am erstern Punkt (Fig. 5) zerfallen die Zellen in eine grössere Anzahl von Aesten, welche sich mit den Enden der Retractormuskeln (*mr*) verflechten, während sie sich am entgegengesetzten Ende rings um die Einmündung an die Cuticula des Enddarms anheften. Jede der Zellen enthält in einer kleinen, axial gelegenen Protoplasmamasse, etwa in der Mitte ihrer Länge, einen rundlichen, bläschenförmigen Kern.

## Spicula.

Durch die Untersuchung von Querschnitten der Spicula kann man zunächst die Angabe von SCHNEIDER, dass jedes Spiculum aus einer peripherischen Cuticula und einer innern körnigen Masse besteht, leicht bestätigen. Die Cuticula ist geschichtet, doch verhalten sich die Schichten abweichend von der Cuticula sowohl der Scheide als auch des Enddarms. Unter einer Rindenschicht, die sich an verschiedenen Strecken desselben Spiculums bald färbt, bald aber ungefärbt bleibt, befindet sich eine Schicht, in welche unregelmässig gestaltete Körner oder Brocken in wechselnder Menge eingelagert sind. Die zwischen diesen befindliche Substanz verhält sich ebenfalls ungleich den Farbstoffen gegenüber. So kommt es, dass man bald 2, bald 3, bald selbst 4 Schichten unterscheiden kann. Bei *Ascaris lumbricoides* sind die in die tiefere Schicht eingelagerten Brocken stets recht grob, bei *Ascaris megalcephala* immer sehr fein. Ueber die Ursache dieses wechselnden Verhaltens haben mir auch Längsschnitte keine befriedigende Aufklärung zu geben vermocht. Die Unterschiede werden ja wohl auf Ungleichheiten in der Absonderung der Cuticula beim Wachstum des Spiculums zurückzuführen sein. Indessen habe ich auch nicht ermitteln können, an welchen Punkten das Spiculum wächst, an der Basis, in der Mitte oder unten an der Spitze. Längsschnitte, welche gerade durch die Spitze eines Spiculums geführt sind, zeigen dieses abgestutzt und die Endfläche mit einer kleinen, concaven Delle versehen (Fig. 4). Die Cuticula überzieht in ganz der gleichen Weise wie die Seitenwände so auch diese Endfläche.

Am Grunde schlägt sich die Cuticula des Spiculums in die der Scheide um (Fig. 1, 2). In dieser Gegend ist sie bedeutend verdickt und erzeugt dadurch einen ringförmigen Wulst, der, wie wir sehen werden, den Retractoren zum Ansatz dient.

Die Marksubstanz des Spiculums weist auf Querschnitten (Fig. 3) eine feine Körnelung auf. Wie Längsschnitte zeigen, rührt dieselbe her von der Anwesenheit sehr blasser und zarter Längsfasern, die dicht an einander gelagert die Marksubstanz bilden (Fig. 4 *sm*). An geeignet gefärbten Präparaten sind hier und da einige dunklere Fasern zu erkennen. Welcher Natur diese Substanz ist, ergibt sich unzweifelhaft, wenn man Längsschnitte durch die Basis des Spiculums (Fig. 1, 2) untersucht. An dieser Stelle sind, wie schon längst bekannt, einige grosse Zellen gelegen. Sie werden zuerst von SCHNEIDER erwähnt (p. 244), der über ihre Zahl nichts Näheres angiebt, aber von *Ascaris megalcephala* 4, 2 grössere und 2 kleinere, abbildet (tab. 22, fig. 1a). Er bemerkt,

„sie sind gewiss von ähnlicher Bedeutung, wie die Zellen, die sich bei Arthropoden an der Basis der Haare und Stacheln befinden“.

LEUCKART hat dort „gewöhnlich 2 grössere oder kleinere Drüsenzellen“ gesehen.

Die Zahl dieser Zellen beträgt thatsächlich, wie SCHNEIDER angegeben, 4, und zwar sind es 2 grössere, welche 2 kleinere zwischen sich (Fig. 1, 2, 5, 6 *pz*) fassen. Das Protoplasma dieser Zellen ist deutlich in eine Rindenschicht und eine Markmasse gesondert, letztere umschliesst den etwas länglichen Kern. Alle 4 Zellen treten in das Spiculum hinein und erstrecken sich bis an dessen Spitze. Sie sind es, welche die Marksicht des letztern bilden. Zwischen den Zellen, und zwar gewöhnlich nach der Darmwand zu, habe ich auf Längsschnitten öfters eine kleine, längliche Ganglienzelle eingelagert gefunden. Es wird wohl kaum einem Zweifel unterliegen können, dass diese 4 Zellen in besonderer Weise modificirte Zellen der Subcuticularschicht sind. Dieser Auffassung entspricht es, dass sie mit letzterer am Grunde der Spiculumscheide in Verbindung stehen (Fig. 5).

Aus diesen Beobachtungen ergibt sich, dass die übliche Ansicht, der zu Folge die Spicula solide, borstenartige Cuticularbildungen sind, wenigstens für die untersuchten *Ascaris*-Arten, verlassen werden muss. In Wirklichkeit stellt jedes Spiculum ein ungemein lang gestrecktes, von einer Cuticula bekleidetes, zapfenartiges Gebilde dar, das aus den dicht an einander gelegten Fortsätzen von 4 Subcuticularzellen gebildet ist, die am Boden der Spiculumscheide sitzen. Der Hauptantheil an seiner Bildung kommt, mit andern Worten, nicht der Cuticula, sondern der Subcuticula zu.

#### Bewegungsapparat der Spicula.

Die Bewegung der Spicula wird hauptsächlich durch 2 Muskelapparate bewirkt, durch deren einen die Spicula aus der Afteröffnung vorgestreckt werden, während sie durch den andern wieder zurückgezogen werden. Dem erstern Zweck dient die bereits oben beschriebene Längsmusculatur der Scheide (*mp*). Durch ihre Contraction wird in der oft genug geschilderten Weise die Scheide in Querfalten gelegt und dadurch verkürzt, das Spiculum in Folge dessen aus ihr hervorgestreckt. Man kann in diesem Sinne die Scheidenmuskeln mit SCHNEIDER als „Exsertor“ der Spicula oder auch als Plicator der Scheide bezeichnen.

Die Wiedereinziehung der ausgestreckten Spicula erfolgt durch die Thätigkeit zweier an ihrer Basis angehefteten Retractoren (Fig. 1 u. 2 *mr*), welche ziemlich weit vorn im Körper am dorsalen Rande der Seitenlinien ihren Ursprung nehmen. Wie zahlreichen ältern Beobachtern (SCHNEIDER, LEUCKART u. A.) bereits bekannt gewesen ist, besteht jeder der Retractoren aus 2 ungemein lang gestreckten Muskelzellen, die mit einem starken Mantel von Fibrillen versehen sind und in der Mitte ihrer Länge den Kern enthalten (Fig. 7). Gegen das Spiculum löst sich jede von ihnen (Fig. 5, 6) in eine Anzahl von Aesten auf, mit denen sich, wie schon erwähnt, die Endäste der Scheidenmusculatur verpflechten. Sie fassen in diesem Theil die 4 Markzellen des Spiculums zwischen sich und heften sich schliesslich an die ringförmige Verdickung der Cuticula des Scheidengrunds an.

Ausser diesen 2 Hauptbewegungsapparaten der Spicula habe ich noch einen weitem Muskel zu erwähnen, den SCHNEIDER bereits gesehen, aber als einen Theil der Scheidenmusculatur gedeutet hat. Er schreibt vom Exsertor (p. 245): „Seine Fasern bilden hinter der Scheide ein Bündel, welches sich an der dorsalen Fläche des postanalen Schwanztheils ansetzt“ (tab. 21, fig. 8). Der in dieser Lage thatsächlich vorhandene Muskel bildet jedoch nicht eine Fortsetzung der 4 Scheidenmuskelzellen, sondern besteht aus einer selbständigen Zelle, deren Kern ungefähr in der Mitte ihrer Länge in einer von den Fibrillen ringsum eingeschlossenen Protoplasmaansammlung gelegen ist (Fig. 14 u. 15 *mf*). Gegen den Scheideneingang hin bilden die Fibrillen kleine Bündel, die zwischen den ebenfalls bündelweise angeordneten Scheidenmuskeln hindurch treten und sich dorsal und seitlich an die oben erwähnte, verdickte Cuticula der Scheidenmündung anheften. Es ist wohl anzunehmen, dass es die Aufgabe dieser Muskelzelle ist, die Scheidenmündung zu öffnen und vielleicht auch ihre Lage zu fixiren.

### Einige Ergänzungen zur Kenntniss des Nervenapparats im Hinterende.

Ueber das Nervensystem von *Ascaris megalcephala* hat R. HESSE 1892 eine eingehende und sehr sorgfältige Untersuchung veröffentlicht, deren Ergebnisse in den meisten Punkten vollkommen zutreffend sein werden. Was jedoch die im hintersten Körperabschnitt gelegenen Theile betrifft, so habe ich seine Darstellung nicht nur für das von ihm kaum berücksichtigte Weibchen zu ergänzen, sondern auch für

das Männchen in mehreren Punkten zu vervollständigen und zu berichtigen.

Nach HESSE's Befunden treten in den Hinterkörper 6 Längsnervenstränge ein, ein Rücken- und ein Bauchnerv und jederseits 2 Sublateralnerven, die hier in der dorsalen und ventralen Hälfte der Seitenlinie verlaufen und als oberer und unterer Sublateralnerv bezeichnet werden. Beim Männchen verbindet sich der untere Sublateralnerv durch zahlreiche Commissuren mit dem Bauchnerv und zieht unter Einschaltung von Ganglienzellen als Bursalnerv, welcher die Genitalpapillen versorgt, nach hinten.

Der Bauchnerv geht in ein unter dem Enddarm gelegenes Analganglion, theilt sich hinter demselben in 2 Aeste, welche den Enddarm umgreifen und hinter ihm sich zunächst mit dem Bursalnerven, darauf mit einem Ast des sich gabelartig theilenden Rückennerven verbinden und endlich vor der Schwanzspitze in den der andern Seite übergehen. An das Analganglion setzt sich ein den vordern Theil des Enddarms umgreifender „Analring“.

Die Zahl und Anordnung der postanalnalen Genitalpapillen stellt HESSE etwas anders dar als SCHNEIDER und ZÜRN. Ich muss es zunächst als auffallend bezeichnen, dass HESSE die grosse, unpaare, präanale Papille, welche SCHNEIDER beschrieben, gänzlich unerwähnt lässt. Sie erhält aus dem Analganglion 4 starke Fasern, denen sich noch eine spindelförmige Ganglienzelle zugesellt (Fig. 16 *ap*).

Die Angabe von HESSE, dass der Bauchnerv hinter dem Analganglion einige Nerven abgibt, „welche um die Kloake herum an die dem After gegenüber liegende Wand desselben treten und dort in einer radiär gestreiften Ganglienzelle endigen“, kann ich nicht bestätigen. Das Einzige, was ich gefunden habe, ist Folgendes: Nachdem sich der Bauchnerv in 2 Aeste getheilt, giebt jeder von diesen dicht hinter der Einmündung der Spiculascheiden in den Enddarm gegen die dorsale Wand des letztern ein kleines Faserbündel ab, welches in 2 dicht neben einander liegenden Ganglienzellen endigt (Fig. 18). Eine ganz kurze Strecke weiter nach hinten liegt beiderseits noch eine etwas grössere Ganglienzelle, die offenbar mit den beiden vorigen in Verbindung steht.

Nicht ganz genau ist HESSE's Schilderung der Nervenversorgung der postanalnalen Genitalpapillen. Nach seiner Abbildung werden die vordern vom Bursalnerven versorgt. In Wirklichkeit liegt die Vereinigungsstelle des Bursalnerven mit dem Bauchnervenast vor dem Ursprung des vordersten Papillennerven, sie findet sich genau auf der

Höhe der oben beschriebenen Hförmigen Muskelzelle. Dicht hinter dieser Vereinigungsstelle geht jederseits von der gemeinsamen Fortsetzung, dem Seitenendnerven HESSE's, ein Ast durch die Subcuticula zur 1. Genitalpapille, welche eine Doppelpapille ist, wie es SCHNEIDER und ZÜRN richtig beschrieben haben. Im weitem Verlauf der Seitenendnerven kommt es nun zunächst zur Bildung eines von HESSE übersehenen Ganglions, das ich Caudalganglion nennen will. Gegen die Mitte des Schwanzes hin werden die Seitenlinien und die Bauchlinie allmählich höher, bis sie alle drei zusammentreffen, wodurch eine auf Querschnitten Yförmig gestaltete Gewebsmasse entsteht (Fig. 19). Die Seitenendnerven laufen hier in eine bedeutende Anzahl grösserer und kleinerer Ganglienzellen aus, von denen die grössern radiäre Streifung zeigen, und auch in der Bauchlinie liegt eine grosse, radiär gestreifte Ganglienzelle. Mit diesem Ganglion tritt auch der Rückenerv in Verbindung, indem er sich etwas vor demselben in 2 Aeste theilt, welche er durch die Subcuticula und die Seitenlinien dem Ganglion zusendet. Aus dem Caudalganglion erhält ein Paar Doppelpapillen, welche etwas hinter demselben an der untern Schwanzfläche liegen, seine Nerven. Hinter dem Caudalganglion werden die Seitenlinien rasch niedriger und breiter. Hier befindet sich in ihnen jederseits eine grosse, merkwürdig gestaltete Ganglienzelle, welche das hintere Ende des Ganglions darstellt (Fig. 20). Jede derselben sendet ventralwärts einen starken Fortsatz, welcher sich sogleich gabelt und 2 nahe bei einander gelegene, einfache Papillen innervirt. Hinter diesen Ganglienzellen ziehen sich noch 3—4 Nervenfasern fort, welche an die beiden hintersten einfachen Papillen herantreten. Etwas davor sind den Fasern noch 3 kleine Ganglienzellen angelagert. Diese beiden Papillen bilden den Abschluss der vom Caudalganglion nach hinten verlaufenden Nerven. Ein bogenförmiger Uebergang der beiden Seitenendnerven in einander, wie HESSE ihn beschreibt und abbildet, besteht nicht.

Aus Obigem geht hervor, dass, wie SCHNEIDER und ZÜRN richtig angegeben haben, hinter dem After jederseits 7 Papillen vorhanden sind und zwar zuvorderst kurz hinter einander 2 Doppelpapillen, dann 2 dicht neben einander gelegene einfache Papillen, wovon die eine etwas mehr nach hinten liegt, und schliesslich noch eine einfache Papille. In HESSE's Abbildung sind unrichtiger Weise vor der ersten Doppelpapille 2 einfache Papillen gezeichnet, welche nicht existiren, während hinter der zweiten Doppelpapille eine einfache zu wenig abgebildet ist.

Ich lasse jetzt zunächst einige Beobachtungen am Weibchen folgen. Auch bei diesem scheint ein Analring vorhanden zu sein, wenn auch in sehr schwacher Ausbildung. Von dem bedeutend kleinern Analganglion, in dem ich neben 2 recht kleinen Ganglienzellen nur eine grosse, radiär gestreifte Ganglienzelle habe erkennen können, schlingt sich jederseits ein sehr feiner Fortsatz um den Enddarm. Eine Vereinigung der beiden Fortsätze über der Enddarmwand war der stetig zunehmenden Feinheit wegen an meinen Präparaten nicht nachzuweisen. Dem obern sowie untern Sublateralnerven ist auf der Höhe des Analganglions, wie beim Männchen, je eine radiär gestreifte aber rundliche Ganglienzelle eingeschaltet und etwas weiter dahinter auf der Höhe des Afters dem erstern noch eine zweite. Dies ist das Einzige, was die Sublateralganglien des Männchens vertritt. Dagegen treten unzweifelhaft an den untern Sublateralnerven Commissuren vom Bauchnerven heran. Wir müssen folglich auch dem Weibchen einen Bursalnerven zusprechen, der allerdings keine Papillen zu versorgen hat. Hinter der zweiten Ganglienzelle des obern Sublateralnerven verschmelzen die sehr schwachen Sublateralnerven mit einander, um sich alsdann, wie beim Männchen, jenseits des Afters auch mit den Aesten des Bauchnerven zu vereinigen. Die gesammte Fortsetzung, die Seitenendnerven, bilden darauf zunächst, wie beim Männchen, ein Caudalganglion. Die Seitenlinien und die ventrale Medianlinie senden Brückenbogen ähnliche Fortsätze gegen das Centrum des Schwanzes, wo sie mit einander verwachsen. Innerhalb der Bogen der Seitenlinien befindet sich jederseits ein feiner Gewebsbalken, auf welchen der Seitenendnerv übertritt und mit 2 radiär gestreiften Ganglienzellen endigt. Die beiderseitigen Zellengruppen stehen durch Fortsätze mit einander in Verbindung. Die beim Männchen in der Bauchlinie liegende radiär gestreifte Ganglienzelle habe ich beim Weibchen nicht gefunden. Ueber dieses Caudalganglion gehen nach hinten in den Seitenlinien noch jederseits 2 feine Nervenfasern aus, denen sich eine kleine Ganglienzelle anlagert, worauf dieselben in die von HESSE beobachteten (p. 563) beiden einzigen Schwanzpapillen des Weibchens einmünden. Eine präanale Papille fehlt demselben. Zu bemerken habe ich noch, dass beim Weibchen von *Ascaris lumbricoides* das Nervensystem im Hinterende noch feiner ist als bei dem von *Ascaris megalcephala*. Die Zellen des Sublateralganglions sowie des Caudalganglions sind hier ziemlich klein und vielfach die radiäre Streifung an denselben nicht deutlich oder gar nicht erkennbar.

Zum Schluss habe ich noch einen Theil des Nervensystems zu schildern, der allen bisherigen Beobachtern entgangen ist. Er besteht aus einer Ganglienzellenkette, welche sich median in longitudinaler Richtung auf der Decke des Enddarms vom Analring zum Caudalganglion hinzieht (Fig. 16 *nc*). Dieselbe ist beim Männchen viel stärker entwickelt als beim Weibchen, doch in beiden Fällen nach den gleichen Grundzügen gebaut. Beim Männchen beginnt die Kette vorn, dicht hinter der grossen dorsalen Drüsenzelle mit 2 radiär gestreiften Ganglienzellen, von denen die eine links von der Mittellinie und etwas mehr dorsalwärts, die zweite rechts und etwas mehr nach hinten gelegen ist. Nach vorn geben die Zellen je 2 divergirende Fortsätze ab. Der stärkere seitliche wendet sich jederseits unter der Spiculascheide hindurch dem Analring, in der Richtung nach dessen seitlichen Zellen hin zu. Ihren Hauptfortsatz senden die Zellen aber nach hinten. Etwa über der Mitte der Enddarmlänge liegt diesem eine lang gestreckte, spindelförmige Ganglienzelle an, deren vorderer Fortsatz sich unmittelbar neben den radiär gestreiften Ganglienzellen in 2 Aeste theilt, von denen der eine sich neben letztern verliert, während der andere sich an der Oberfläche der dorsalen Drüsenzelle aufzulösen scheint. Ihr hinterer Fortsatz schliesst sich denen der beiden vordern Zellen an. Unmittelbar hinter dem After, an der Basis der H-förmigen Muskelzelle, kommt eine vierte, abermals radiär gestreifte, etwas grössere Ganglienzelle hinzu. Die von hier nach hinten ausgehenden 4 Nervenfasern treten schliesslich in die beim Caudalganglion beschriebene, grosse, radiär gestreifte Ganglienzelle der Bauchlinie, die ihrerseits durch Fortsätze mit den übrigen Zellen des Caudalganglions in Verbindung steht.

Beim Weibchen sind die über dem Enddarm gelegenen Ganglienzellen bedeutend kleiner und hinter dem After gar keine vorhanden (Fig. 17 *nc*). Dort zieht sich ein feiner Nervenstrang bis zum Caudalganglion.

---

Bevor ich meine Arbeit abschliesse, will ich der bessern Uebersicht wegen die Hauptbefunde nochmals kurz zusammenstellen.

1) Der um den Anfangstheil des Enddarms liegende Drüsenring wird beim Männchen nicht aus 3, sondern aus 6 Zellen zusammengesetzt.

2) Die Dilatatoren des Chylusdarms sowie der Compressor des Ductus ejaculatorius werden von ein und denselben Muskelzellen gebildet.

3) Die Spicula sind weder hohl noch völlig solide Stäbchen, auch keine Borsten, sondern nebst ihren Scheiden eine Fortsetzung der Körperwand und bestehen wie diese aus Cuticula und Subcuticula. Der letztern fällt der Hauptantheil an der Bildung der Spicula zu.

4) Der Musculus exsertor jedes Spiculums besteht nicht aus einem Muskel, wie bisher angenommen, sondern ist aus zwei Muskelgruppen, einem Plicator und einem Fixator der Scheide, zusammengesetzt.

5) Die Seitenendnerven sowie der Rückennerv endigen gemeinschaftlich mit einem Caudalganglion, welches ungefähr in der Mitte des Schwanzes liegt. Von hier aus geht jederseits in der Seitenlinie noch ein feiner Nervenstrang eine Strecke weit nach hinten, um eine etwas seitlich liegende einfache Papille mit Nerven zu versehen. Diese Papille bildet jederseits den Abschluss des Nervensystems im Schwanzende.

6) Auf der dorsalen Enddarmwand, hinter dem Analring, läuft von diesem ein Nervenstrang nach rückwärts und endigt, wie die Seitenendnerven und der Rückennerv, mit dem Caudalganglion.

Zum Schluss ist es mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. SPENGLER in Giessen, für die gütige Ueberweisung des Themas und die mir bei der Bearbeitung freundlichst gewährte Unterstützung meinen herzlichsten Dank auszusprechen.

---

### Literaturverzeichniss.

---

- VAN BÖMMEL, A. (1895), Ueber Cuticularbildungen bei einigen Nematoden, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, V. 10, p. 193.
- BRAUN, M. (1895), Die thierischen Parasiten des Menschen.
- COBB, N. A. (1889), Beiträge zur Anatomie und Ontogenie der Nematoden, in: Jena. Z. Naturw., V. 23, p. 45.
- GILSON, G., et PANTEL, J. (1894), Sur quelques cellules musculaires de l'*Ascaris*, in: Anat. Anz., V. 9, p. 724—727.
- HAMANN, O. (1895), Die Nematoden, Heft 2, p. 43—120, tab. 9.
- HESSE, R. (1892), Ueber das Nervensystem von *Ascaris megalcephala*, in: Z. wiss. Zool., V. 54, p. 548—568, tab. 23 u. 24.
- JAMMES, L. (1894), Recherches sur l'organisation et le développement des Nématodes, p. 83.
- JÄGERSKIÖLD, L. A. (1894), Beiträge zur Kenntniss der Nematoden, in: Zool. Jahrb., V. 7, Anat., p. 514—522, tab. 24 u. 25.
- LEUCKART, R. (1876), Die menschlichen Parasiten, V. 2.
- SCHNEIDER, ANT. (1866), Monographie der Nematoden.
- SHIPLEY, A. E. (1897), Note on the excretory cells of the Ascaridae, in: Zool. Anz., V. 20, p. 342. (Die Abhandlung in: Proc. zool. Soc. London, 1894, p. 531, war mir nicht zugänglich.)
- STADELMANN, H. (1892), Ueber den anatomischen Bau von *Strongylus convolutus* OSTERTAG, in: Arch. Naturg., Jg. 1892, V. 1, p. 169.
- ZÜRN, F. A. (1882), Die thierischen Parasiten auf und in dem Körper unserer Haussäugethiere, p. 235 u. 238.
-

## Erklärung der Abbildungen.

Tafel 34—36.

Die Zeichnungen sind grössten Theils aus mehreren Schnitten zusammengesetzt und, wo nicht besonders angegeben, nach Präparaten von *Ascaris megalocephala* angefertigt. Das Nervensystem ist durchweg gelb zur Anschauung gebracht.

- |  |  |
|--|--|
| <p><i>ag</i> Analganglion<br/> <i>ap</i> präanale Papille<br/> <i>ar</i> Analring<br/> <i>c</i> Cuticula des Körpers<br/> <i>cd</i> Chylusdarm<br/> <i>cg</i> Caudalganglion<br/> <i>crs</i> Rindenschicht der Cuticula<br/> <i>cs</i> Cuticula des Spiculums<br/> <i>est</i> Cuticula der Spiculumscheide<br/> <i>de</i> Ductus ejaculatorius<br/> <i>dl</i> Delle der Spiculumspitze<br/> <i>dm</i> dorsale Medianlinie<br/> <i>dp</i> Doppelpapille<br/> <i>dr</i> Analdrüsenring<br/> <i>dw</i> äussere Wand des Chylusdarms<br/> <i>dz</i> Analdrüsenzelle<br/> <i>ed</i> Enddarm<br/> <i>edr</i> Enddarmrinne<br/> <i>mb</i> Bursalmusculatur<br/> <i>md</i> Dilatatoren des Chylusdarms<br/> <i>mdv</i> seitlicher dorsoventraler Schwanzmuskel<br/> <i>me</i> hinterer Heber der dorsalen Enddarmwand<br/> <i>mf</i> Fixator der Spiculascheide<br/> <i>mh</i> Hförmige Schwanzmuskelzelle<br/> <i>ml<sub>1</sub></i> dorsaler Schwanzmuskel</p> | <p><i>ml<sub>2</sub></i> seitlicher ventraler Schwanzmuskel<br/> <i>mp</i> Plicator der Scheide (Exsertor des Spiculums)<br/> <i>mr</i> Retractor des Spiculums<br/> <i>ms</i> Schliessmuskel des Chylusdarms<br/> <i>nb</i> Bauchnerv<br/> <i>nba</i> Bauchnervenast<br/> <i>nbr</i> unterer Sublateralnerv (Bursalnerv)<br/> <i>nc</i> Anocaudalnerv<br/> <i>nr</i> Rückennerv<br/> <i>ns</i> oberer Sublateralnerv<br/> <i>nv</i> vereinigte Sublateralnerven<br/> <i>p</i> Papille<br/> <i>ps</i> Parenchymzellen des Spiculums<br/> <i>s</i> Spiculum<br/> <i>sc</i> Subcuticula des Körpers<br/> <i>sce</i> Subcuticula des Enddarms<br/> <i>scs</i> subcuticulare Schicht der Spiculumscheide<br/> <i>sf</i> Faserschicht der Körpercuticula<br/> <i>sm</i> Marksubstanz des Spiculums<br/> <i>vm</i> ventrale Medianlinie<br/> <i>vz</i> vordere Zelle des Anocaudalnerven</p> |
|--|--|

Tafel 34.

Fig. 1 u. 2. Sagittalschnitte durch die Parenchymzellen des Spiculums. WINKEL, Oc. 3, Obj. 4 u. 7, Tub. 165.

Fig. 3. Querschnitt durch das Spiculum und seine Scheide. WINKEL, Oc. 3, Obj. 5 u. 7, Tub. 165.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch die Spitze des Spiculums. ZEISS, Oc. 2, Obj. C u. E.

Fig. 5. Querschnitt durch die über die Basis des Spiculums ragende subcuticulare Schicht der Scheide, welche mit der Marksicht des Spiculums in Verbindung steht. WINKEL, Oc. 3, Obj. 5 u. 7, Tub. 165.

Fig. 6. Querschnitt durch die Parenchymzellen des Spiculums. Obere Zelle des Retractor gerissen. WINKEL, Oc. 3, Obj. 5 u. 7, Tub. 165.

Fig. 7. Querschnitt durch die Zellen des Retractor des Spiculums. WINKEL, Oc. 3, Obj. 5 u. 7, Tub. 165.

Fig. 8. Querschnitt durch den Anfangstheil des Enddarms in der Gegend des Analringes. WINKEL, Oc. 3, Obj. 2 u. 4, Tub. 190.

Fig. 9. Querschnitt durch den Drüsenring und den Enddarm (Analdrüsenring). ZEISS, Oc. 2, Obj. D.

Fig. 10. Seitlicher Sagittalschnitt durch die Musculatur des Ductus ejaculatorius. Das Muskelnetz ist schematisch gezeichnet. ZEISS, Oc. 3, Obj. B u. C.

Tafel 35.

Fig. 11. Querschnitt durch die Dilatatoren des Chylusdarms vom Männchen von *Ascaris megalocephala*. Der bessern Uebersicht wegen sind die Ansatzpunkte der schief nach vorn verlaufenden Muskelarme gleich schematisch in die Zeichnung eingetragen worden. WINKEL, Oc. 3, Obj. 2 u. 5, Tub. 190.

Fig. 12. Querschnitt durch die Dilatatoren des Chylusdarms vom Weibchen von *Ascaris megalocephala*. Ansatzpunkte an die Körperwand schematisch eingetragen wie bei Fig. 11. WINKEL, Oc. 3, Obj. 1 u. 5, Tub. 90.

Fig. 13. Querschnitt durch die Dilatatoren des Chylusdarms vom Männchen von *Ascaris lumbricoides*. Sonst wie bei Fig. 11 angegeben. WINKEL, Oc. 3, Obj. 2 u. 5.

Fig. 14. Schiefer Sagittalschnitt durch das männliche Hinterende, um den Verlauf eines Armes der Dilatatoren des Chylusdarms sowie den Fixator einer Spiculumscheide zur Anschauung zu bringen. WINKEL, Oc. 3, Obj. 1 u. 5, Tub. 165.

Fig. 15. Querschnitt durch den Anfangstheil des männlichen Schwanzes. ZEISS, Oc. 3, Obj. B u. C.

Tafel 36.

Fig. 16. Sagittalschnitt durch den auf der dorsalen Enddarmwand nach dem Schwanz verlaufenden Nervenstrang (Anocaudalnerv) vom Männchen. WINKEL, Oc. 3, Obj. 2 u. 5.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch ebendenselben Nervenstrang (wie Fig. 16) vom Weibchen. ZEISS, Oc. 3, Obj. AA, B u. F.

Fig. 18. Querschnitt durch den Enddarm in der Nähe des Afters vom Männchen. Vom Bauchnervenast läuft hier jederseits ein kleines Nervenbündel nach zwei seitlich auf der Enddarmwand liegenden Ganglienzellen. ZEISS, Oc. 3, Obj. B u. C.

Fig. 19. Querschnitt durch das Caudalganglion vom Männchen. ZEISS, Oc. 3, Obj. B u. C.

Fig. 20. Querschnitt durch die hinter dem Caudalganglion beim Männchen liegenden grossen, merkwürdig gestalteten Ganglienzellen. ZEISS, Oc. 3, Obj. B u. C.

## Cysticercus fasciolaris.

Anatomie, Beiträge zur Entwicklung und Umwandlung in  
*Taenia crassicollis*.

Von

Dr. Ernst Bartels.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Giessen.)

Hierzu Tafel 37—39 und 2 Abbildungen im Text.

### Historischer Rückblick.

Der *Cysticercus fasciolaris* hat schon früh die Aufmerksamkeit der Helminthologen auf sich gezogen, da er sich von den übrigen Finnen in auffallender Weise durch das Vorhandensein eines gegliederten Körpers unterscheidet. Es ist dies wohl auch der Grund, dass manche ältere Autoren seine Aehnlichkeit mit den Bandwürmern betonten, wie WEPFER und RUDOLPHI, andere, wie PALLAS und GOEZE, ihn direct für einen Bandwurm hielten. Ausführliche Angaben hierüber findet man bei LEUCKART, Die Blasenbandwürmer, Giessen 1856.

Bekannt ist auch die Rolle, welche *Cysticercus fasciolaris* in der VON SIEBOLD'schen Theorie über das Verhältniss der Finnen zu den Bandwürmern gespielt hat. VON SIEBOLD (1844) war besonders die Aehnlichkeit des *Cysticercus fasciolaris* mit der *Taenia crassicollis* aufgefallen, welche er mit folgenden Worten zu erklären suchte: „Gewiss verirren sich häufig einzelne Individuen der Brut von *Taenia crassicollis* in Nagethiere und arten hier zu *Cysticercus fasciolaris* aus, können auch, nachdem ihre Wohnthiere von Katzen gefressen und sie selbst dann auf den rechten Boden überpflanzt worden sind, unter Abstossung ihrer entarteten Glieder zur normalen Gestalt der *Taenia crassicollis* zurückkehren und zur Geschlechtsreife gelangen.“

Nach dem Gesagten wird es nicht überraschen, dass uns unser *Cysticercus* in den grundlegenden Forschungen über den Entwicklungscyclus der Bandwürmer wiederum mehrfach begegnet.

So verwandte KÜCHENMEISTER (1852) zu seinen ersten, berühmt gewordenen Versuchen, welche bewiesen, dass die Finnen ein normales Entwicklungsstadium der Bandwürmer sind, neben *Cysticercus pisi-formis* den *Cysticercus fasciolaris* und züchtete aus letzterm im Darm der Katze die *Taenia crassicollis*.

Derartige Fütterungsversuche sind später von verschiedenen Forschern wiederholt, von denen ich besonders LEUCKART (1855) nennen

möchte, der sich um die Aufklärung der Entwicklungsgeschichte des *Cysticercus fasciolaris* auch in so fern verdient machte, als er zuerst den *Cysticercus* in Mäusen durch Verfütterung reifer Glieder der *Taenia crassicollis* züchtete.

MONIEZ (1880) macht in seinem „Essai monographique sur les Cysticerques“ einige kurze Bemerkungen über die Entwicklung des *Cysticercus fasciolaris*.

Aus der Neuzeit liegen sodann besonders drei Arbeiten vor, die sich mit dem *Cysticercus* näher beschäftigen, und zwar von RAUM, VOGEL und HOFMANN.

RAUM (1883) verfolgte bei seinen Untersuchungen nur die Anfangsstadien der Entwicklung, von der Aufnahme der Bandwurmembryonen in den Darm der Mäuse bis zum Entstehen einer hohlen Blase in der Leber. Ihm lag vor allem daran, den Nachweis zu erbringen, dass die Oncosphären nicht, wie HAUBNER und KÜCHENMEISTER angeben, mittels activer Wanderung durch den Ductus choledochus in die Leber gelangen, sondern dass sie die Darmwand durchbohren, in die Blutgefäße eindringen und mit dem Pfortaderblut in die Leber geführt werden. Nebenbei beschreibt RAUM auch einige spätere Stadien der Entwicklung, die er zufällig bei seinen Untersuchungen fand.

VOGEL (1888) hat sich bemüht, unter Rücksichtnahme auf die neuern Arbeiten über Bandwürmer, speciell von NITSCHKE und STEUDENER über *Taenia crassicollis* an der Hand von Serienschnitten eine feinere Anatomie von *Cysticercus fasciolaris* zu liefern. Er hat auch Fütterungsversuche an Mäusen zwecks Erforschung der Entwicklung gemacht. Seine sämtlichen Angaben, anatomische sowohl wie entwicklungsgeschichtliche, sind jedoch sehr dürftig.

HOFMANN (1901), der die Arbeit RAUM's anscheinend nicht gekannt hat, sucht an der Hand von Fütterungsversuchen ebenfalls zu beweisen, dass die Oncosphären der *Taenia crassicollis* durch die Lymph- resp. Blutbahn in die Leber der Mäuse gelangen. Auch dieser Autor hat nebenbei einige spätere Entwicklungsstadien untersucht und abgebildet.

In der vorliegenden Arbeit habe ich mir vorgenommen, 1) eine Anatomie des *Cysticercus fasciolaris* zu schreiben, ohne auf genaue histologische Verhältnisse einzugehen, 2) nach Möglichkeit die Entwicklung desselben zu erforschen und 3) vor allen Dingen die Umwandlung des *Cysticercus fasciolaris* in die *Taenia crassicollis* zu untersuchen. In dieser Beziehung war mir eine ganz besondere Aufgabe gestellt, da sich hier zwei Ansichten, die beide auf Grund von Experimenten gewonnen sind, direct gegenüberstehen. In seinem Werk über Blasenbandwürmer sagt LEUCKART (1856), dass „es von *Taenia crassicollis*, deren Cestodenleib schon während des Blasenwurmlebens gegliedert ist, streng genommen, keinen eigentlichen Scolexzustand, in dem das Thier im Wesentlichen nur von dem Bandwurmkopf repräsentirt wird, giebt“. Diese Behauptung ist später von LEUCKART in seinen Werken mehrfach widerrufen, nachdem er aus wiederholten Versuchen, deren Beschreibung allerdings unterblieben ist, eine andere Ansicht gewonnen hatte. So sagt er (1878) in seiner Arbeit über *Archigetes sieboldi*:

„Durch die von mir angestellten Fütterungsversuche ist übrigens der Beweis geliefert, dass diese Glieder (von *Cysticercus fasciolaris*) nach der Einwanderung in den Darm der Katze zu Grunde gehen und durch eine dem persistirenden Kopf sich neu anbildende Kette ersetzt werden.“ Zwei spätere Angaben desselben Inhalts finden sich in seinem Parasitenwerk, 2. Aufl. (1879—86), deren Anführung ich in Anbetracht ihrer Wichtigkeit nicht unterlassen möchte. Sie lauten:

p. 451: „Trotz dieser Aehnlichkeit [der Aehnlichkeit von *Cysticercus fasciolaris* und *Taenia crassicollis*] wird übrigens der gegliederte Leib der Mäusefinne ebenso wenig in den spätern Bandwurmkörper hinübergenommen, wie wir es für den Wurmleib der übrigen Finnen seiner Zeit kennen lernen werden.“

p. 484: „Nur der Kopf also mit dem anhängenden, schlanken Hals ist es, der von der frühern Finne überbleibt und durch seine Metamorphose den gegliederten Bandwurm liefert. Und so ist es nicht bloss bei der gewöhnlichen Finne, sondern auch meinen Beobachtungen zu Folge bei dem sog. *Cysticercus fasciolaris*, obwohl der Anhang hier bereits im Finnenzustand zu einem langen und gegliederten, förmlichen BandwurMLEIBE angewachsen ist.“

Es wird nicht auffallen, dass diese Angaben in Anbetracht der Autorität LEUCKART's, obwohl die genaue Beschreibung der Versuche unterblieb, durch die Literatur allgemein verbreitet sind; man findet sie bei SLUITER, *De Dierlijke Parasieten van den Mensch en van onze Huisdieren*, 's-Gravenhage 1895; NEUMANN, *Traité des maladies parasitaires*, Paris 1892; MONIEZ, *Essai monographique sur les Cysticerques*, Paris 1880, und endlich bei BRAUN, in: BRONN, *Class. u. Ordn. des Thierr.*, Leipzig 1894—1900, V. 4.

Mit der LEUCKART'schen Angabe direct im Widerspruch stehen die Resultate zweier anderer Forscher, VALENCIENNES' (1855) und KÜCHENMEISTER's (1852), deren Publicationen frühern Datums als LEUCKART's Angaben, von letzterm aber nie berücksichtigt sind, obwohl er sicher wenigstens die Befunde KÜCHENMEISTER's gekannt hat.

VALENCIENNES verkündete auf Grund seiner mit *Cysticercus fasciolaris* gemachten Fütterungsversuche am 30. April 1855 der Pariser Akademie der Wissenschaften: „Après avoir ouvert un assez grand nombre de rats pour faire des expériences répétées, nous avons fait avaler ces cysticerques du rat (*Cysticercus fasciolaris*) à des chats. La vésicule a disparu déjà dans l'estomac des chats; mais le corps du cysticerque ne s'est pas résorbé, le ver a passé dans le canal intestinal du chat; plusieurs y ont péri, mais nous en avons trouvé, qui ayant survécu, se sont allongés en donnant naissance à un grand nombre de nouveaux anneaux.“ Noch bestimmter sind die Angaben KÜCHENMEISTER's (1852), welche er auf Grund jener ersten, berühmt gewordenen, den Zusammenhang zwischen Finnen und Bandwürmern feststellenden Fütterungsversuche von *Cysticercus fasciolaris* an Katzen machte. Ich möchte es hier unterlassen, auf die werthvollen Argumente KÜCHENMEISTER's einzugehen, sondern werde in der Arbeit selbst auf dieselben zurückkommen.

### Material und Untersuchungsmethoden.

Ein grosser Theil des Materials, auch Entwicklungsstadien, wurde mir aus den Vorräten des Zoologischen Instituts zur Verfügung gestellt. Dasselbe war während mehrerer Jahre aus Mäusen und Ratten gesammelt und in den verschiedensten Flüssigkeiten, wie Sublimat, Pikrinschwefelsäure, PERENYI'sche Flüssigkeit, Formol etc., conservirt. Einen andern Theil des Materials, sämtliche Entwicklungsstadien der *Taenia crassicollis* sowie auch einige wenige Entwicklungsstadien des *Cysticercus fasciolaris*, habe ich aus den von mir angestellten Fütterungsversuchen gewonnen und selbst conservirt. Als Conservierungsmittel bewährten sich besonders PERENYI'sche Flüssigkeit, kalte und heisse concentrirte Sublimatlösung. Das Nervensystem hatte sich besonders in Objecten gut erhalten, welche 2 Stunden mit einer 2 $\frac{1}{2}$ proc. Formollösung behandelt und dann in Alkohol übergeführt waren.

Nachdem als Ueberführungsflüssigkeit Xylol benutzt war, wurden die Objecte in Paraffin (bei 52° schmelzbar) eingebettet und in 10  $\mu$  dicke Schnitte zerlegt. Zur Untersuchung der Anatomie der ausgewachsenen Finne eigneten sich besonders Quer- und Flächenschnitte, zur Untersuchung jugendlicher Stadien Längsschnitte. Gefärbt wurden die Präparate in BÖHMER's Hämatoxylin und Orange-G.

### I. Der Bau des *Cysticercus fasciolaris*.

Einige Bemerkungen zur äussern Gestalt der Finne.

Ich verzichte darauf, eine ausführliche Beschreibung der äussern Gestalt des *Cysticercus fasciolaris* zu geben; auch sehe ich von einer Schilderung der von ihm bewohnten Mäuseleber ab, da ich nur bereits bekannte Thatsachen zu wiederholen hätte. Ich möchte hier nur einige Punkte hervorheben, die in den frühern Beschreibungen wenig oder gar keine Erwähnung gefunden haben.

Die Zahl der Haken beträgt bei *Cysticercus fasciolaris* nur 17 bis 18 in jedem Hakenkranz, im Gegensatz zu 20—24 bei *Taenia crassicollis*, eine Thatsache, die bereits KÜCHENMEISTER (1852) festgestellt hat.

Hinsichtlich der äussern Gestalt der Finne kann man nach Grösse und Alter 2 verschiedene Formen unterscheiden, zwischen denen natürlich mannigfache Uebergänge vorhanden sind:

- 1) junge Finnen, bis 2 cm lang;
- 2) alte Finnen, 5—8 und mehr Centimeter lang.

Der Körper von Finnen, die noch nicht lange aus der Endblase ausgestülpt sind, ist cylindrisch. Erst beim Heranwachsen plattet sich derselbe ab und nimmt damit die für die Tänien charakteristische

Gestalt an. Ein Unterschied in der Breite der Glieder ist bei jungen Finnen nicht vorhanden; die dicht hinter dem Kopf gelegenen Glieder sind nicht breiter als die vor der Endblase gelegenen. Die Endblase ist von kugliger Gestalt, von dem letzten Gliede durch eine Einschnürung häufig scharf abgesetzt und im Verhältniss zum Körper von beträchtlicher Grösse.

Ganz anders sehen ältere Finnen aus. Die vordern Glieder sind hier bei weitem die grössten, sowohl in der Breite als auch in dorso-ventraler Richtung; sie sind ferner deutlich abgeplattet. Nach dem distalen Ende zu werden die Glieder allmählich schmaler und länger, so dass sich der Körper etwas nach hinten verjüngt; die dorso-ventrale Abplattung der hintern Glieder ist unerheblich. Der Uebergang in die Schwanzblase vollzieht sich allmählich. Die Schwanzblase ist nicht mehr kuglig, sondern birnförmig; ihre Grösse ist im Verhältniss zu dem gegliederten Körper gering. Bei ältern Finnen erstreckt sich anscheinend der blasige Zustand nicht nur auf die Endblase; auch in dem hintern Körperabschnitt findet man blasige Auftreibungen, welche auf das Vorhandensein von Lücken im Parenchym zurückzuführen sind. Ich werde hierauf bei der Besprechung des Körperparenchyms zurückkommen.

Die ungleiche Entwicklung der vordern und hintern Glieder ist auch der Grund, weshalb das vordere Ende älterer Finnen beim Abtöden in Conservirungsflüssigkeiten, da sich die Finnen hierbei meistens zusammenziehen und nicht strecken, wie VOGEL (1888) angiebt, ein keulenförmiges Aussehen annimmt. Saugnäpfe und Haken sind bei solchen Objecten tief eingezogen und von aussen nicht zu sehen. Man kann diese starke Retraction des Rüssels vermeiden, wenn man bei den Finnen den Moment abwartet, in welchem sie das Rostellum ausgestülpt haben, und sie dann plötzlich mit heisser concentrirter Sublimatlösung übergiesst. Die Wirkung des heissen Sublimats ist so intensiv, dass die Finnen nicht mehr im Stande sind, ergiebige Contractionen auszuführen.

Die Bewegungen einer von ihrer Hülse befreiten, in Kochsalzlösung befindlichen Finne sind nie so lebhaft und extensiv wie die einer unter gleichen Verhältnissen befindlichen *Taenia crassicollis*.

#### Einige ergänzende Bemerkungen zur Beschaffenheit des Körperparenchyms.

Ueber die Histologie des Körperparenchyms habe ich nichts Neues zu sagen. Ich möchte nur auf einige Besonderheiten des Parenchyms

aufmerksam machen, die ich bei frühern Untersuchern nicht erwähnt finde.

Wie ich bereits im vorigen Capitel angedeutet habe, erstreckt sich der blasige Zustand des Körpers nicht nur auf die Endblase; auch in den hintern Körperabschnitten bemerkt man bei ältern Exemplaren derartige, mehr oder weniger ausgedehnte blasige Auftreibungen. Bei der Durchmusterung von Serienschnitten, welche durch derartig veränderte Glieder geführt sind, sieht man, dass hier Hohlräume im Parenchym enthalten sind. Dieselben sind vom umgebenden Parenchym ziemlich scharf abgegrenzt, ohne eine ausgesprochene Wand zu besitzen. Ihre Grösse ist verschieden; oft verursachen sie nur kleine Lücken im Parenchym und erstrecken sich über wenige Glieder; andererseits beobachtet man, dass dieselben die ganze Mittelschicht des Körpers einnehmen und den gegliederten Körper auf grosse Strecken durchsetzen. In der Regel liegen diese eigenthümlichen Lücken ganz abgeschlossen im Parenchym; zuweilen stehen sie auch mit dem Hohlraum der Endblase in Verbindung. In den Präparaten besteht der Inhalt der Hohlräume aus einem spärlichen, feinkörnigen Gerinnsel, das sich mit Hämatoxylin färbt.

Selten findet man derartige Zerklüftungen des Parenchyms in den vordern Abschnitten des Körpers. Ihr Vorkommen habe ich jedoch auch hier constatiren können.

Eine weitere Besonderheit des Parenchyms von *Cysticercus fasciolaris* besteht darin, dass man in demselben, besonders in der Mittelschicht der hintern Glieder eigenthümliche Schollen findet; dieselben besitzen eine unregelmässige Gestalt und können eine beträchtliche Grösse erreichen. Man sieht sie vereinzelt und auch in Haufen zusammenliegen; mit Hämatoxylin färben sie sich schwach. Ueber die Natur und Bedeutung dieser Schollen weiss ich keine Erklärung zu geben. Bei der entwickelten *Taenia crassicollis* habe ich dieselben stets vermisst, während ich ihr Vorkommen bei *Cysticercus fasciolaris* in der Mehrzahl der Fälle constatiren konnte.

In der Form der Kalkkörper der Finne und des Bandwurms habe ich keine Unterschiede feststellen können. Beim Bandwurm ist die Zahl der Kalkkörper im Ganzen geringer, ihre Anordnung gleichmässig; in der Finne treten sie massenhafter auf und liegen, besonders in der Endblase, zu Haufen zusammen.

## Die Musculatur.

Ueber die Anordnung der Musculatur von *Cysticercus fasciolaris* finden sich nähere Angaben nur in der Arbeit von VOGEL (1888). Derselbe erwähnt kurz, dass bei *Cysticercus fasciolaris* dieselben 3 Fasersysteme vorkommen wie bei den Tänien, und betont die vollkommene Uebereinstimmung unserer Finne in dieser Hinsicht mit der *Taenia crassicollis*. Letztere ist von NITSCHKE (1873) näher untersucht und beschrieben.

Da ich verschiedene Einzelheiten gefunden habe, die beide Autoren nicht erwähnen, schildere ich im Folgenden die Anordnung der gesammten Musculatur im Zusammenhange.

Die Musculatur der Subcuticula wird gebildet von 2 Muskelagen, deren Fasern sich unter einem rechten Winkel kreuzen. Dicht unter der Cuticula, zwischen den äussern Enden der Palissadenzellen der Hypodermis, bemerkt man auf Flächenschnitten (Fig. 4) eine Reihe feiner Punkte, welche die Querschnitte der subcuticularen Ringmusculatur (*srm*) darstellen; dieselbe ist äusserst fein; der Querschnitt einer solchen Ringfaser erscheint bedeutend kleiner als der Kern der Hypodermiszellen. Auf diese Ringmusculatur folgt eine Lage von ebenfalls sehr zarten Längsmuskelfasern (*slm*). Diese beiden Muskelagen sind überall in der Subcuticula des *Cysticercus fasciolaris* vorhanden, im Kopf, in den Proglottiden und in der Endblase, wie ich im Gegensatz zu VOGEL (1888), welcher das Vorkommen einer subcuticularen Musculatur bei *Cysticercus fasciolaris* überhaupt bestreitet, ausdrücklich hervorhebe. Auch bei *Taenia crassicollis*, der VOGEL (1888) mit NITSCHKE (1873) nur eine zarte Ringmuskellage in der Subcuticula zukommen lässt, konnte ich das Vorhandensein beider Muskelagen feststellen und so den Befund STEUDENER's (1877) vollauf bestätigen.

Im Parenchym des gegliederten Körpers des *Cysticercus fasciolaris* sind die vorhandenen Muskelfasern, wie bei den Tänien im Allgemeinen, in den drei Richtungen des Raumes angeordnet. Man kann eine Quermusculatur, eine Längsmusculatur und eine Dorsoventralmusculatur unterscheiden.

Die Quermusculatur (*rm* Fig. 5) liegt am weitesten nach innen und umschliesst den Theil des Körpers, welcher die Gefässe und Nerven enthält und in welchem bei den Tänien ausserdem die Geschlechtsorgane liegen. Bei den Bandwürmern hat man diese Schicht wohl im Gegensatz zu der ausserhalb der Quermusculatur gelegenen „Rindenschicht“ als „Mittelschicht“ bezeichnet. In diesem Sinne kann man auch bei *Cysticercus fasciolaris* von einer Rinden- und Mittel-

schicht sprechen. Geschlechtsorgane sind in der letztern jedoch nie, auch nicht in den geringsten Andeutungen, vorhanden.

Die Quermusculatur wird in jedem Gliede von 2 ansehnlichen Muskelplatten gebildet, einer dorsalen und einer ventralen, deren Fasern an den Gliedrändern sich vielfach kreuzen und fingerförmig in die Längsmusculatur ausstrahlen (s. Fig. 5). Ein Zusammenhang zwischen der Quermusculatur der einzelnen Glieder fehlt. Ein jedes Glied hat seine abgegrenzte Quermusculatur, welche als solche vollkommen isolirt in jedem Gliede liegt, ohne in irgend eine Verbindung mit der gleichen Musculatur der nächsten Glieder zu treten, wie uns Sagittalschnitt Fig. 9 veranschaulicht.

Nach aussen auf die Quermusculatur folgt die Längsmusculatur, an welcher sich 2 Schichten unterscheiden lassen, eine äussere und eine innere.

Die innere Längsmuskellage (*ilm* Fig. 2 u. 9) liegt unmittelbar der Quermusculatur an; sie ist ansehnlich entwickelt und nimmt einen grossen Theil der sog. Rindenschicht ein. Die einzelnen Muskelbündel sind dicht an einander gelagert; ihr Querschnitt ist meist rundlich. Die Fasern sind an den einzelnen Gliedgrenzen nicht unterbrochen, sondern setzen sich von einem Glied in das andere fort (Fig. 7 u. 9). An den Gliedrändern schiebt sich zwischen die Längsmuskeln, wie schon oben erwähnt, die fingerförmig ausstrahlende Quermusculatur ein (Fig. 5).

Von der innern Längsmuskellage durch einen Parenchymstreifen getrennt, liegt nach aussen die äussere Längsmuskellage (*alm* Fig. 2 u. 9). Dieselbe ist nicht so mächtig entwickelt wie die innere; die einzelnen Muskelbündel sind hingegen spärlicher und liegen nicht so dicht an einander; ihr Querschnitt ist meist länglich. An dem Ende eines jeden Gliedes zweigen sich von dieser Muskellage einzelne Fasern ab, um sich in dem nach hinten überragenden Theile des Gliedes fächerförmig zu verbreiten (s. Fig. 4). *Cysticercus fasciolaris* zeigt in dieser Beziehung wieder vollkommene Uebereinstimmung mit der *Taenia crassicolis*, bei welcher LÜHE (1896) zuerst dieses besondere Verhalten der äussern Längsmuskellage festgestellt hat.

Abgesehen von der eben beschriebenen Ausstrahlung einzelner Fasern der äussern Längsmuskellage in die Gliedwülste, findet eine Unterbrechung der Längsmusculatur zwischen den einzelnen Proglottiden, wie es LEUCKART (1879—86) für verschiedene Cestoden angegeben hat und wie wir es für die Quermusculatur kennen gelernt haben, nicht statt. Die Längsmusculatur wird auch beim Uebergang

in ein anderes Glied nicht schwächer, sondern geht ununterbrochen in derselben Stärke von einem Gliede in das andere<sup>1)</sup>.

Die dorsoventrale Musculatur (*dvm*) ist die am schwächsten entwickelte. Die Fasern derselben verlaufen meist einzeln; sie finden sich überall im Parenchym. Eine besonders starke Entwicklung derselben an den hintern Enden der Glieder, wie SCHEIBEL (1895) dies für *Taenia magna* festgestellt hat, kommt bei *Cysticercus fasciolaris* und *Taenia crassicollis* nicht vor.

Es erübrigt nun noch, die Musculatur des Kopfes und der Endblase zu beschreiben, über welche VOGEL (1888) in seiner Arbeit über *Cysticercus fasciolaris* nichts angegeben hat. Auch bei NITSCHE (1873) finden sich keine Angaben, die sich auf den Verlauf der Musculatur im Kopf bei *Taenia crassicollis* beziehen.

Verfolgen wir zunächst, wie sich die einzelnen Fasersysteme beim Uebergang des gegliederten Körpers in die Endblase verhalten. In den letzten, unmittelbar vor der Blase gelegenen Gliedern werden die transversalen und dorsoventralen Muskelfasern sehr spärlich; Fig. 2 stellt einen Querschnitt durch ein solches Glied dar; man sieht jedoch dort nicht nur, dass die Quer- und Dorsoventralfasern spärlich vorhanden sind, auch ihr Verlauf ist ein sehr unregelmässiger; nur einzeln und zerstreut liegen die Querfasern in der äussern Zone der Mittelschicht, ohne in ihrer Gesammtheit eine zusammenhängende Verbindung von einem Gliedrand zum andern zu bilden.

In der Endblase ist von den eben besprochenen beiden Fasersystemen nichts mehr vorhanden. Nur die Längsmusculatur tritt, wie wir auf Fig. 3 sehen, nachdem sie allerdings auch bedeutend schwächer geworden ist, auf die Blase über. In der Blasenwand verliert sie ihren ausgesprochenen Charakter als Längsmusculatur; sie bildet, zwischen Hypodermis und Excretionsgefässen verlaufend, ein unregelmässiges Netzwerk, welches sich bis an den äussersten Pol der Endblase verfolgen lässt. Zieht sich ein *Cysticercus fasciolaris* energisch zusammen, so ist er im Stande, vermöge dieses aus der Längsmusculatur hervorgegangenen Muskelfasernetzes die in der Endblase enthaltene schleimige Flüssigkeit in die in den letzten Gliedern oft vorhandenen, oben erwähnten Hohlräume zu pressen und dadurch die Blase zu verkleinern.

Im Gegensatz zu der Endblase setzen sich in den Kopf sämtliche 3 Fasersysteme fort.

1) Cf. die entsprechenden Angaben bei SCHEIBEL (1895) und BRAUN, in: BRONN, Class. Ordn., V. 4 (1894—1900).

Die Längsfasern inseriren sich theilweise an den Saugnäpfen und den Haken (s. Fig. 10 u. 17). Nach dem Auftreten der Saugnäpfe verlaufen die Längsfasern in 4 grossen Bündeln, 2 stärkern lateralen und je 1 schwächern dorsalen und ventralen. Dem Scheitel des Kopfes zustrebend, inseriren sich die einzelnen Fasern am ganzen Rostellum. Letztere erscheinen deshalb bei stark eingezogenem Rostellum auf Querschnitten durch den vordern Abschnitt des Kopfes als radiär um das Rostellum angeordnet. Für *Taenia crassicollis* hat bereits STILES (1894) beschrieben, dass die Längsmuskelfasern im Kopf in 4 Bündeln angeordnet zwischen den Saugnäpfen verlaufen. Von dem im Folgenden niedergeschriebenen Verhalten der übrigen Musculatur des Kopfes finden wir von STILES jedoch nichts erwähnt<sup>1)</sup>.

Die Quermusculatur zeigt im Kopf im Grossen und Ganzen dasselbe Verhalten wie in den Gliedern. Zwischen die lateralen Längsmuskelfaserbündel schieben sich auch hier die sich vielfach kreuzenden und nach den Gliedrändern ausstrahlenden Quermuskeln ein. Ungefähr von der Höhe der grossen Seitenganglien (Gehirn) ab nach dem Scheitel des Kopfes zu sind letztere in der beschriebenen Weise nicht mehr zu verfolgen.

In derselben Höhe bemerkt man auf Querschnitten eine neue Anordnung von Muskelfasern in Gestalt eines Rings (s. Fig. 14 *p*), der dicht unter der Hypodermis seine Lage hat. Die Fasern umfassen auch zum Theil die Saugnäpfe und stehen mit dorsoventralen Fasern (Fig. 14 *dvm*), welche nach dem Aufhören der Quermusculatur im Kopfe die innere Begrenzung der lateralen Längsmuskelbündel bilden, im Zusammenhang. Diese dicht unter der Hypodermis gelegene Ringmusculatur ist bis zu der subcuticularen Falte, welche bei eingezogenem Rostellum die Spitze der Haken bedeckt, zu verfolgen (vgl. Fig. 10, 16, 17 *p*) und bildet in ihrer Gesammtheit den Mantel eines abgestumpften Kegels. Eine besondere Differenzirung (*q*) dieser Ringmusculatur hat ihre Lage unter der erwähnten subcuticularen Falte; ich werde auf diesen Muskelring im folgenden Capitel noch näher eingehen müssen.

---

1) Die entsprechende Beschreibung von STILES findet sich als Supplementary Note in der Preisarbeit von LOVELAND: „The anatomy of *Taenia crassicollis*“. STILES' Supplementary Note dürfte wohl von dieser Preisarbeit (!) das einzige Erwähnenswerthe sein.

## Bau des Rostellums und Mechanismus der Hakenbewegung.

Wenn man von den ältern, mehr hypothetischen Darstellungen über den Bau des Rostellums absieht, so hat NITSCHÉ (1873) die erste genaue Beschreibung dieses wichtigen Organs im Kopf der Tánien, speciell für *Taenia crassicolis* geliefert. VOGEL (1888) hat zu den von NITSCHÉ gemachten Angaben in seiner Arbeit über *Cysticercus fasciolaris* nichts Neues hinzugefügt, so dass NITSCHÉ's später von LEUCKART (1875—86) und LÜHE (1894a) im Wesentlichen bestätigten Angaben zur Zeit noch die maassgebenden sind. Bei meinen Untersuchungen über den Bau des Rostellums der Mäusefinne ist es mir gelungen, verschiedene Einzelheiten festzustellen, wodurch auch die Theorie NITSCHÉ's über den Mechanismus der Hakenbewegung eine Modification erfahren dürfte.

Nach NITSCHÉ (1873) stellt das Rostellum einen soliden, im Grossen und Ganzen linsenförmigen Körper dar, an welchem man zwischen 2 Theilen zu unterscheiden hat, einem elastischen Kissen, auf dessen vorderer Fläche die fest in die Subcuticularschicht eingebetteten Haken ruhen, und einem muskulösen Polster, auf welchem jenes wiederum ruht.

Das elastische Kissen besteht nach NITSCHÉ (1873) aus 2 Fasersystemen. In dem einen verlaufen die Fasern von der Vorder- nach der Hinterfläche des Kissens und werden von NITSCHÉ deshalb als Verticalfasern bezeichnet. Das andere Fasersystem beschränkt sich im Gegensatz zu dem ersten, welches das ganze Kissen einnimmt, auf die hintern und seitlichen Partien des letztern. Die Fasern dieses Systems verlaufen vom Mittelpunkt der hintern Fläche nach den Rändern des Kissens zu. NITSCHÉ nennt diese Fasern Radiärfasern. Ausserdem betheiligen sich körnige Substanz, Zellen resp. Kerne an der Zusammensetzung des Kissens, welches durch eine structurlose Membran scharf von der Umgebung abgegrenzt ist.

Das unter dem Kissen befindliche Polster besteht aus 5—6 Muskelschichten, welche wie Tassenschalen über einander liegen und mit ihren Rändern das elastische Kissen umfassen. Eine solche scharfe Abgrenzung wie das elastische Kissen besitzt das Polster nicht überall, wohl an seiner hintern Fläche der Mittelschicht des Körpers zu und an der Vorderfläche, welche durch einen kleinen, mit feinkörniger Substanz gefüllten Raum vom Kissen getrennt ist; die Ränder des Polsters hingegen verlaufen ohne bestimmte Grenze in die Subcuti-

cularschicht. In den einzelnen Muskellagen des Polsters verlaufen die Fasern von der Peripherie nach der Mitte zu und kehren von hier wieder nach der Peripherie zurück; sie beschreiben also Kreissegmente. Eine weitere Eigenthümlichkeit ist, dass Fasern von einer Schicht in die andere übertreten. Damit wäre die Beschreibung NITSCHÉ's von der Zusammensetzung des Rostellums kurz referirt.

Die Lageveränderungen des letztern kommen nun nach NITSCHÉ ausschliesslich durch Contraction und Erschlaffen des Muskelpolsters zu Stande. Contrahiren sich die Fasern desselben, so verdickt sich das ganze Polster, besonders in der Mitte, und drängt das elastische Kissen nach vorn. Die Haken stellen sich sodann, da sie mit dem Kissen fest verbunden sind, wagerecht. Beim Erschlaffen des Muskelpolsters soll dann das Kissen vermöge seiner Elasticität die Gestalt annehmen, die es zuvor bei zurückgezogenen Haken [vergl. Fig. 16 u. 17<sup>1)</sup>] hatte.

Betreffs der Function des Muskelpolsters beim Hervorstrecken des Rostellums und seiner Zusammensetzung schliesse ich mich den Angaben von NITSCHÉ vollkommen an. Was ich zur Entwicklung des Polsters noch hinzuzufügen habe, soll im zweiten Theil der Arbeit geschehen. Die Structur des Kissens und das Zurückziehen des Rostellums gestaltet sich nach meinen Untersuchungen in einigen Punkten anders als NITSCHÉ angiebt, wie ich im Folgenden darlegen werde.

Fig. 17 stellt einen Sagittalschnitt durch das Rostellum von *Cysticercus fasciolaris* in zurückgezogenem Zustand dar. Das elastische Kissen ist zu einer vorn concaven, hinten convexen Scheibe zusammengedrückt; auf der vordern Fläche stehen die Haken fast senkrecht; ihre Spitzen würden von aussen nicht zu sehen sein, da sie von einer Hautfalte (*sf*) verdeckt werden. Zunächst sieht man, dass das Kissen von seiner Umgebung durch eine structurlose Membran, wie ich im Gegensatz zu LÜHE (1894a) und MONIEZ (1880) betonen möchte, abgegrenzt ist. In demselben kann man deutlich den Verlauf der von NITSCHÉ als Vertical- und Radiärfasern beschriebenen Fasern erkennen. Erstere durchsetzen das ganze Kissen, letztere beschränken sich auf die hintern und seitlichen Abschnitte desselben. Unter der structurlosen Membran, welche das Kissen umgiebt, bemerkt man

---

1) Fig. 16 stellt einen Schnitt durch *Taenia crassicollis* dar, mit welcher *Cysticercus fasciolaris* in den besprochenen Verhältnissen vollkommen übereinstimmt. Der Schnitt von *Taenia crassicollis* ist nur deshalb gezeichnet, weil er verschiedene Einzelheiten sehr deutlich zeigt.

jedoch ausserdem die Querschnitte einer sehr zarten Ringmuskellage ( $z$ ); in dem Winkel zwischen dem äussern und innern Wurzelfortsatz des Hakens ist dieselbe beträchtlich verdickt und bildet einen starken Ring ( $mrr$ ), der die innern Wurzelfortsätze der Haken umfasst.

Fig. 20 und 21 zeigen denselben auf einem Querschnitt durch das Rostellum. NITSCHÉ (1873) hat diesen Ringmuskel ( $mrr$ ) in fig. 1 der Abbildungen, welche seiner Arbeit beigegeben sind, wohl gezeichnet, aber nicht beschrieben. Auch LEUCKART (1879—86) ist dieser starke Muskel entgangen, obwohl er die ganze Schicht ( $z$ ), welche unter der structurlosen Membran des Kissens ihre Lage hat, sah und beschrieb.

Der Ringmuskel ( $mrr$ ) wird bei seiner Contraction die innern Wurzelfortsätze der Haken zu einem Bündel zusammen zu drücken bestrebt sein. Dieser Vorgang dürfte eine wesentliche Unterstützung erfahren durch einen weitem Muskelring ( $q$ ), dessen Querschnitt wir in Fig. 17 dicht über den äussern Wurzelfortsätzen der Haken, in Fig. 16 unmittelbar unter der Subcuticularfalte ( $sf$ ) erblicken. Dieser Muskelring gehört nicht zum Rostellum, sondern ist ein besonderer Abschnitt der unter der Hypodermis gelegeren Ringmuskulatur des Kopfes ( $p$  in Fig. 10, 16 u. 17) und ist bei der Beschreibung dieser bereits kurz von mir erwähnt. Da bei ausgestülptem Rostellum (Fig. 16) die Haken aus dem Muskelring ( $q$ ) vollkommen herausgeglitten sind, wird derselbe allerdings eine ausgiebige Wirkung erst dann entfalten können, wenn die Haken sich bereits bis zu einem gewissen Grad genähert haben.

Untersucht man nun Querschnitte durch das Rostellum (Fig. 6 u. 20), so erwartet man dort auf Grund des Befunds der Sagittal- und Flächenschnitte die Querschnitte der das Kissen zusammensetzenden Vertical- und Radiärfasern zu sehen. Statt dessen sieht man lauter radiär angeordnete Lamellen. Bei stärkerer Vergrösserung (Fig. 22) gelingt es, zweierlei Arten von Lamellen zu unterscheiden: feine Lamellen, die sich durch das ganze Kissen erstrecken (Fig. 22  $vlm$ ) und dickere Lamellen, welche wie die Radialfasern nur den hintern und äussern Theil des Kissens einnehmen (Fig. 22  $rlm$ ). Beide Arten Lamellen wechseln mit einander ab und sind, wie schon oben erwähnt, radiär angeordnet. Dieser Befund lässt sich mit den aus Längsschnitten gewonnenen nur durch den Umstand erklären, dass die einzelnen Muskelfasern des Kissens in Lamellen angeordnet sind. An frei liegenden Lamellen, welche man an Objecten zu sehen bekommt, an denen beim Schneiden Zerreiassungen eingetreten sind, ist dies auch deutlich zu erkennen.

Nach NITSCHÉ besteht das Kissen aus verticalen und radialen Fasern, die innig mit einander verbunden, gewissermaassen verfilzt sind. Letzteres ist also nicht der Fall. Das elastische Kissen besteht vielmehr aus lauter Lamellen, die radiär um eine gedachte Axe desselben angeordnet sind. Die Lamellen bestehen wiederum aus einzelnen Fasern. In der einen Art von Lamellen verlaufen die Fasern unter sich parallel von der Vorderfläche nach der Hinterfläche des Kissens; nennen wir diese Art deshalb Verticallamellen. Letztere sind überall im Kissen vorhanden. In der andern Art der Lamellen verlaufen die Fasern von der Mitte der Hinterfläche des Kissens nach den Rändern zu. Diese Lamellen nehmen nur die seitlichen Partien des Kissens ein; wegen ihres Faserverlaufs nenne ich sie Radiärlamellen.

Die Zellen und Kerne, welche von NITSCHÉ noch als weitere Bestandtheile des Kissens angeführt werden, für welche er aber keine Deutung angiebt, stehen im engen Zusammenhang mit den Lamellen, wie wir im Folgenden sehen werden. Zum bessern Verständniss schicke ich den Befund NITSCHÉ's zunächst wörtlich voraus: „In der Mitte der Unterfläche des Kissens bleibt ein kleiner, von Fasern freier Raum, der mit einer feinkörnigen Substanz gefüllt ist. An feinen Querschnitten erkennt man ausserdem noch eine kleine Gruppe von Zellen, welche nicht weit von den Seitenflächen des Kissens den Radialfasern dicht anliegen. Sie bilden, wie man sich auf Längsschnitten leicht überzeugen kann, eine ringförmige Zone parallel den Seitenflächen des Kissens. Kleinere Zellen resp. Kerne von ovaler Gestalt, mit deutlichen Kernkörperchen sind zwischen den Verticalfasern in grosser Menge eingebettet.“

Von dem Raum, welcher in der Mitte der Unterfläche des Kissens vorhanden sein und eine körnige Substanz enthalten soll, habe ich in meinen Präparaten von *Cysticercus fasciolaris* nichts entdecken können. Wahrscheinlich hat es sich hierbei an den Objecten NITSCHÉ's um künstliche Trennungen der Gewebe gehandelt, die beim Conserviren eingetreten sind, eine Ansicht, die auch bereits von LÜHE (1894b) geäussert ist. Ueber die Lage und das Aussehen der von NITSCHÉ beschriebenen Zellen orientiren uns die beiden Schnitte Fig. 16 und Fig. 22. Der letztere stellt einen vergrösserten Sector des Schnittes Fig. 20 dar. Wir sehen dort (Fig. 22), dass den Radiärlamellen an ihrer innern Begrenzung grosse Zellen anliegen. Dieselben färben sich mit Hämatoxylin stark und besitzen einen deutlichen Kern. Zuweilen sieht man auch, dass diese Zellen durch einen Fortsatz mit den

Lamellen verbunden sind. Es sind dies die Zellen, von denen NITSCHÉ sagt, dass sie eine ringförmige Zone parallel den Seitenflächen des Kissens bilden (*myr* Fig. 16). LÜHE (1894a) hält diese Zellen für Ganglienzellen. Auf Grund ihrer Gestalt, Lage und Verbindung mit den Lamellen halte ich sie für die Myoblasten der Radiärlamellen (s. auch *myr* Fig. 22). Nach innen von diesen Zellen, in Fig. 16 vorwiegend über denselben, liegen bedeutend kleinere Zellen (*myo*), nicht so regelmässig angeordnet wie die Myoblasten der Radiärlamellen, sondern mehr zerstreut zwischen den Verticallamellen, deren Myoblasten dies wohl sein dürften.

Betrachten wir unter Berücksichtigung der soeben beschriebenen Zusammensetzung des Kissens nochmals den Mechanismus der Hakenbewegung. Fig. 17 stellt einen Sagittalschnitt durch das zurückgezogene Rostellum eines Cysticercus dar. Das Muskelpolster ist stark zusammengedrückt, in der Mitte stärker als an den Rändern. Das „elastische“ Kissen liegt dem Muskelpolster fest auf; jenes besitzt von vorn gesehen eine concav-convexe Form. Die darauf ruhenden Haken stehen mit ihren innern Wurzelfortsätzen fast senkrecht. Der zwischen den Haken gelegene Theil des Kopfs — auch wohl „Rüssel“ genannt — ragt in Gestalt einer warzenförmigen Erhebung aus der ringförmigen Hautfalte, welche die Spitzen der Haken verdeckt, hervor.

Dieses Lageverhältniss des zurückgezogenen Rostellums soll nun nach NITSCHÉ aus der in Fig. 16 auf einem Flächenschnitt abgebildeten Form des hervorstülpten Rostellums einfach dadurch hervorgehen, dass das Muskelpolster, welches bei seiner Contraction die Gestalt einer stark biconvexen Linse angenommen hat, erschlafft und das „elastische“ Kissen vermöge seiner Elasticität und des Zuges der beim Hervorstülpen des Rostellums stark angespannten Haut der vordern Fläche des Kopfs seine ursprüngliche Form wieder annimmt. Nach NITSCHÉ ist demnach die ursprüngliche Form des Kissens die, welche es bei eingezogenem Rostellum hat, also die einer concav-convexen Scheibe. Eine active Rolle kommt dem Kissen bei dem Zurückziehen des Rostellums nicht zu. Dieser Ansicht NITSCHÉ's vermag ich auf Grund meiner Befunde über die Zusammensetzung des Kissens nicht beizupflichten. Das Kissen ist aus einzelnen Lamellen, deren Fasern ich mit LEUCKART (1879—86) eine muskulöse Natur zuschreibe, zusammengesetzt. Der Faserverlauf in den Lamellen, ebenso wie die Anordnung der gesammten Lamellen ist, wie oben beschrieben, sehr charakteristisch. An der vordern Fläche des Kissens ist ausserdem noch ein beträchtlicher Ringmuskel (*mrr*, Fig. 16 u. 17

etc.) vorhanden. Da die beiden Arten von Lamellen abwechselnd dicht an einander gedrängt stehen und das ganze Kissen von einer structurlosen Membran umgeben ist, können beide Fasersysteme und Ringmuskel des Kissens bei ihrer Contraction nur zusammen wirken. Geschieht dies nun, so ist eine nothwendige Folge, da die radialen Fasern von der Mitte der hintern Fläche des Kissens nach den Rändern des Kissens verlaufen, dass das Kissen sich an seiner vordern Fläche einsenkt und an der hintern hervorwölbt, also die Fig. 10 und 17 abgebildete Form annimmt. Da die Haken fest in die Subcuticularschicht der vordern Fläche des Kissens eingebettet sind, werden sich dieselben nothwendiger Weise mehr oder weniger senkrecht stellen müssen. Der Ringmuskel *mrr* wird bestrebt sein, die Haken zu einem Bündel zusammen zu drücken. Sind die Haken erst bis zu einem gewissen Grade einander genähert, so wird dieser Muskel seinerseits eine Unterstützung durch den Muskelring *q*, welcher bei eingezogenem Rostellum die Sichelfortsätze der Haken umfasst, erfahren. Beim Zurückziehen des Rostellums werden ausserdem die Längsmuskeln, welche sich am ganzen Umfang jenes ansetzen, eine Rolle spielen. Für die Formveränderungen des Kissens kommen dieselben jedoch nicht in Betracht. Diese wird ausschliesslich durch die Musculatur des Kissens selbst bewirkt.

Ueber das Zustandekommen des Hervorstreckens des Rostellums schliesse ich mich der Ansicht NITSCHÉ's (1873) an. Es wird eine Hervorstülpung im Wesentlichen durch die Contraction des Muskelpolsters hervorgerufen werden. Dadurch, dass dasselbe hierbei die Form einer dicken Convexlinse annimmt (s. Fig. 16), wird das elastische Kissen nach vorn gedrängt; durch den auf dasselbe ausgeübten Druck muss es seine Gestalt ebenfalls ändern, wodurch die fest anliegenden Haken wiederum eine wagerechte Lage annehmen müssen. Unterstützt wird die Lageveränderung der Haken wahrscheinlich durch einen Zug, den die sich an den äussern Wurzelfortsätzen inserirenden Längsmuskeln ausüben.

Beim Hervorstrecken und Einziehen des Rostellums wirken demnach als Antagonisten:

Muskelpolster nebst Längsmuskelfasern, die sich an den Haken inseriren, auf der einen Seite, Musculatur des Rostellums, Muskelring im vordern Abschnitt des Kopfs und Längsmuskeln, die sich am Umfang des Rostellums ansetzen, auf der andern Seite.

### Das Excretionsgefässsystem.

In diesem Capitel beabsichtige ich nicht eine genaue Beschreibung des gesammten Excretionsgefässsystems zu liefern. Auf die Wimpertrichter mit den sich daran schliessenden Capillaren sowie die feinen Gefässnetze, deren Vorhandensein von neuern Untersuchern, z. B. ZERNECKE (1895) bei verschiedenen Tänien festgestellt ist, habe ich bei meinen Untersuchungen keine Rücksicht genommen, zumal da mir bekannt ist, dass dies demnächst von anderer Seite geschehen wird. Mir lag vor allem daran, den Zusammenhang der grössern Leitungswege sowie deren Verlauf im Kopf und in der Endblase des *Cysticercus fasciolaris* zu verfolgen.

Wenn man von den in der Tänienliteratur zerstreuten beiläufigen Bemerkungen über die verschiedensten, zuweilen auch das Excretionsgefässsystem betreffenden Verhältnisse von *Taenia crassicolis* absieht — dieselbe war den Untersuchern wegen der Häufigkeit ihres Vorkommens von jeher leicht zugänglich — so haben sich eingehender mit diesem Organsystem STEUDENER (1877), BLOCHMANN (1892), STILES (1893) und KÖHLER (1894) beschäftigt. Die Excretionswege der Finne der *Taenia crassicolis* haben meines Wissens nur in der Arbeit von VOGEL (1888) Berücksichtigung gefunden. Da die zuerst angeführten Autoren sämtlich nur einzelne Theile des Excretionsgefässsystems behandeln, werde ich auf ihre Befunde an passender Stelle eingehen. Die entsprechende, sich auf *Cysticercus fasciolaris* beziehende, in vielen Punkten unzutreffende Schilderung VOGEL's (1888) führe ich hier in extenso an:

„Das excretorische Organ des *Cysticercus fasciolaris* setzt sich zusammen aus 4 Gefässen mit ihren Verästelungen, Capillaren und den Anastomosen der letztern. Der am hintern Ende der Blase liegende Excretionsporus geht in einen einfachen kurzen Stamm über. Letzterer spaltet sich sehr bald in 2 nach den Seiten hin aus einandergehende Hauptäste, von denen jeder wieder nach kurzem Verlauf an seiner proximalen Seite ein zweites schwächeres Gefäss abgiebt. So entstehen jederseits 2 Gefässstämme, welche im Parenchym der Blase nach vorn ziehen, und zwar das engere stets dicht an der Innenseite des weitern. Auf ihrem ganzen Verlaufe geben beide zahlreiche stärkere und schwächere Aeste ab, welche die Blasenwandung netzartig durchsetzen und sich mit den Verzweigungen der andern Seite verbinden.

Gegen den Uebergang der Schwanzblase in den Körper der Finne werden die Verästelungen kürzer und spärlicher, bis schliesslich in die Glieder jederseits nur die beiden oben beschriebenen Stämme eintreten. Dort verlaufen sie, je nach dem Contractionszustande der einzelnen Glieder, mehr oder weniger geschlängelt, in dem Winkel, welchen die ausstrahlenden Fasern der beiden Quermuskellagen bilden. Das innere Gefäss liegt an manchen Stellen dem äussern so dicht an, dass es mit demselben zu verschmelzen scheint; es ist dies jedoch keineswegs der Fall.

Am hintern Ende eines jeden Gliedes sind die beiden grössern Stämme jedes Mal durch ein Ringgefäss verbunden; dasselbe besitzt einen etwas kleinern Durchmesser als die Hauptäste. Zwischen den kleinern Gefässen, welche sich nach dem Kopf hin etwas erweitern, ist keine derartige Communication vorhanden.

Im Kopf bilden die beiden Gefässe jeder Seite rechts und links um das Rostellum einen vielfach verschlungenen Gefässknäuel und endigen in der Höhe der Saugnäpfe blind geschlossen im Körperparenchym.“

Die Schilderung VOGEL's weicht in fast allen Punkten von meinem Befunde ab, wie wir im Folgenden sehen werden. Der Zweckmässigkeit wegen beginne ich mit der Beschreibung der excretorischen Leitungswege in dem gegliederten Körper und verfolge von dort dieselben in ihrem abweichenden Verhalten nach dem Kopf und der Endblase zu.

#### Das Excretionsgefässsystem der Glieder.

Der gegliederte Körper des *Cysticercus fasciolaris* wird von 4 Excretionscanälen durchzogen, welche jederseits zwei ihre Lage in der Mittelschicht medialwärts vom Hauptnerven haben. Die beiden Canäle einer Seite sind jedoch nicht gleich gross. Der Durchmesser des einen ist ca. 5mal so gross wie der des andern; der kleinere Canal verläuft an der medialen Seite des grössern. Der Querschnitt der Gefässe erscheint auf den Präparaten meist rundlich, der des grössern mitunter auch oval. Die Gefässwand wird von einer structurlosen Membran gebildet. Das kleinere Gefäss besitzt meist eine dickere Wand als das grosse. Diese 4 Längsstämme durchziehen ohne Unterbrechung die Glieder (s. Fig. 3, 5 u. 8, auf welchen das soeben beschriebene Verhalten der Gefässe ersichtlich ist).

Die Längsstämme einer Seite treten, soweit sich die Verbindung

auf grössere Leitungswege bezieht, nicht mit einander in Verbindung, wohl aber die beiden lateralen Gefässe der rechten und der linken Seite. Genau so wie es von BLOCHMANN (1892) zuerst für *Taenia crassicollis* festgestellt und von STILES (1893) bestätigt wurde, sind an dem hintern Ende eines jeden Gliedes (Fig. 7 u. 8) die lateralen Längsstämme durch eine Queranastomose (*qua*), welche mit 2 Wurzeln jederseits aus dem Hauptgefäss entspringt, verbunden. Zwischen den beiden Wurzeln tritt das mediale Gefäss, auch Nebengefäss wegen seines geringern Lumens genannt, hindurch, ohne jedoch irgend eine Verbindung mit der Queranastomose einzugehen. VOGEL (1888) lässt die lateralen Längsstämme in jedem Gliede einen Gefässring bilden; in seinen Zeichnungen stellt er eine einfache Anastomose dar, auf welchen Widerspruch bereits BRAUN (1894—1900) aufmerksam gemacht hat. Es ist richtig, dass die Gefässe bei *Cysticercus fasciolaris* im Allgemeinen enger sind als bei *Taenia crassicollis* und auch nicht so gerade verlaufen wie bei dieser. Gerade für die Queranastomose trifft das Gesagte besonders zu. Dennoch stellt die Verbindung der beiden Hauptstämme stets eine einfache Anastomose und kein Ringgefäss dar, wie man sich auf Fig. 9, einem Sagittalschnitt, deutlich überzeugen kann.

KÖHLER (1894) hat in seiner Arbeit über den Klappenapparat in den Excretionsgefässen der Tänien auch bei *Taenia crassicollis* das Vorhandensein von Klappen in den Hauptgefässen nachgewiesen. Unmittelbar vor dem Abgang einer jeden Queranastomose entspringt nach KÖHLER in der medialen Wand des Hauptcanals ein von der Fläche aus gesehen ovales, mit einer Zunge zu vergleichendes Gebilde und verschliesst das Gefässlumen, indem es sich mit seiner Spitze in eine Erweiterung der Gefässwand der gegenüber liegenden Seite legt. Derartige Klappen, welche allerdings nicht bis zur lateralen Gefässwand reichen, sind auch bei *Cysticercus fasciolaris* an dem hintern Ende eines jeden Gliedes im Hauptgefäss vorhanden, obwohl sie wegen des an sich engern und mehr geschlängelten Canalverlaufs nicht so leicht zur Anschauung zu bringen sind wie bei der *Taenia crassicollis*. Von VOGEL (1888) sind diese Klappen nicht erwähnt.

#### Das Excretionsgefässsystem der Endblase.

Der Uebergang des Körpers in die Endblase hatte in der Anordnung der Musculatur seinen Ausdruck darin gefunden, dass Transversal- und Dorsoventralfasern spärlicher wurden, um schliesslich ganz

aufzuhören. Auch betreffs der Excretionscanäle lässt sich ein abweichendes Verhalten beim Uebergang in die Blase feststellen. Die Queranastomosen der lateralen Längsstämme hören vor der Blase auf. Die 4 Längsstämme beginnen sich bald nach dem Uebertritt auf die Blase dichotomisch zu theilen; ich sage im Gegensatz zu VOGEL (1888) dichotomisch, denn die Theile sind stets gleich stark und weichen im gleichen Grade von der Hauptaxe des ungetheilten Gefäßes ab. Die Aeste der Nebengefäße sind zuweilen auf Querschnitten noch eine längere Strecke hindurch als solche an der dickern Wand ihres Lumens zu erkennen. Verfolgt man den Verlauf der Gefäße auf einer Serie von Querschnitten nach dem Pol der Endblase zu, so erscheinen die Gefäßquerschnitte anfänglich noch in zwei sich gegenüber liegenden Gruppen angeordnet. Je mehr man sich jedoch dem Pol nähert, desto zahlreicher werden die Querschnitte der durch Theilung hervorgegangenen Gefäße. Von einer dichotomischen Theilung kann jetzt natürlich nicht mehr die Rede sein. In der zweiten Hälfte der Endblase finden sich überall in der Blasenwand Gefäße, welche sich vielfach mit einander verbinden und den Pol der Endblase netzartig umfassen. Eine Unterscheidung zwischen Gefäßen, welche aus den Haupt- resp. Nebencanälen hervorgegangen sind, lässt sich in der zweiten Hälfte der Endblase nicht mehr durchführen. So weit ich eine derartige Unterscheidung in dem ersten Theil der Blase machen konnte, habe ich in der Blase jedoch ebenso wenig wie in den Gliedern eine Verbindung zwischen Haupt- und Nebencanal einer jeden Seite feststellen können. Auch eine Verbindung des Gefäßnetzes mit dem Innenraum der Blase, welchem jenes dicht anliegt, ist nicht vorhanden.

VOGEL (1888) will am hintern Ende der Blase einen Excretionsporus gesehen haben, wie ein solcher von LEUCKART (1879—86) bei *Cysticercus arionis* beschrieben ist und auch bei jungen Tänien, die noch keine Glieder abgestossen haben — an jungen Exemplaren einer *Moniezia sp.* habe ich mich selbst davon überzeugt — vorkommt. In diesen Porus sollen nach VOGEL von jeder Seite 2 Hauptstämme einmünden. Ein jeder Hauptstamm soll durch Vereinigung des auf jeder Seite vorhandenen Haupt- und Nebengefäßes gebildet werden. Diese sollen wiederum aus dem Gefäßnetz, welches sie durch Abzweigen grösserer und kleinerer Aeste in der Wand der Blase beim Uebergang auf dieselbe gebildet haben, hervorgehen. Bei *Cysticercus fasciolaris* existirt ein Excretionsporus nicht. Die Ausmündung der Gefäße findet vielmehr durch *Foramina secundaria* statt. Einzelne

kleine Canäle sieht man schon hin und wieder an Schnitten durch die Glieder sich vom Hauptgefäss abzweigen und an der Cuticula mit einer feinen Oeffnung, einem sog. Foramen secundare, ausmünden. Diese stehen immer mit dem Hauptgefäss in Verbindung, eine Thatsache, welche, so weit ein Nachweis überhaupt möglich ist, auch für die Blase gilt. In der Blase werden die Foramina secundaria sehr zahlreich; man könnte die Oberfläche der Endblase unseres Cysticercus deshalb passend mit der Brause einer Giesskanne vergleichen. Es kommt zuweilen vor, dass ein Canal, der zu einem Foramen secundare führt, mit 2 oder 3 Wurzeln entspringt; derselbe ist jedoch dann nie wesentlich stärker als sonst, wenn er nur durch eine Oeffnung mit dem Excretionsgefässnetz in Verbindung steht. Jeden Falls würde man nicht berechtigt sein, eine derartige Ausmündung, wenn sie auch zufällig am hintern Pol der Blase gelegen wäre, als Excretionsporus zu bezeichnen.

#### Das Excretionsgefässsystem des Kopfes.

Die 4 Längsstämme treten in den Kopf in convergirender Richtung ein und verlaufen eine Strecke weit zwischen den Seitennerven und den Seitenflächen des Rostellums nach vorn. Ungefähr in der Mitte zwischen den grossen Seitenganglien und der hintern Begrenzung des Rostellarpolsters vereinigen sich die beiden Gefässe je einer Seite, nachdem das mediale zuvor etwas dorsal- resp. ventralwärts gerichtet ist (Fig. 6). Die Vereinigung der Gefässe geht sodann auf jeder Seite in ein Netzwerk von zahlreichen, kleinen Gefässen über, welches rund um das Rostellum einen Gürtel bildet und bis zum Nervenrostellarring sich ausdehnt. Von dem Gefässgürtel zweigen sich rücklaufende Gefässe ab, um die hintere Fläche des Rostellarpolsters netzartig zu umspinnen. Die Maschen dieses Netzes sind jedoch weit grösser als die des Gürtels, welcher um das Rostellum liegt. Auch die Saugnäpfe werden von zahlreichen Gefässästchen umgeben. Im Uebrigen ist das ganze Gefässsystem im Kopfe vollkommen in sich geschlossen.

Nach VOGEL (1888) bilden die Gefässe jeder Seite rechts und links um das Rostellum einen vielfach verschlungenen Gefässknäuel und endigen in der Höhe der Saugnäpfe zwischen diesen und dem Rostellum blind geschlossen (vgl. auch VOGEL's entsprechende Abbildung). Zu dieser Darstellung möchte ich bemerken, dass nach der Vereinigung der beiden Gefässe jeder Seite und Bildung des Gefässgürtels um das Rostellum, „Seitengefässe, die blind im Parenchym

enden“, als solche nicht mehr vorhanden sind. Ausserdem bilden die Gefässe nicht nur jederseits ein Gefässknäuel, sondern es wird dadurch, dass die aus der Vereinigung der beiden Seitengefässe hervorgehenden vielen kleinen Gefässe von beiden Seiten in Verbindung treten, ein geschlossener Gefässgürtel gebildet. Sowohl die Gefässe, welche sich nach den Saugnäpfen begeben als auch die, welche die hintere Fläche des Rostellums umfassen, sind Ausläufer dieses Gürtels.

Die *Taenia crassicollis* zeigt nach meinen Untersuchungen in der Anordnung der Gefässe im Kopf dasselbe Verhalten wie ihre Finne. STEUDENER (1877), welcher *Taenia crassicollis* ebenfalls untersucht hat, beschreibt die Excretionscanäle im Kopf der Tanie etwas abweichend von meiner Darstellung.

Nach STEUDENER (1877) beginnt das Excretionsgefässsystem der Tänien im Kopfe mit einem Gefässring, der das untere Ende des Rostellums als einfaches, in leichten Wellenlinien verlaufendes Gefäss umgibt; bei *Taenia crassicollis* wird dieser Ring von zahlreichen Plexus gebildet, die stark gewunden sind und mannigfache Anastomosen unter einander bilden. Aus jenem entspringen die Seitengefässe jedem Saugnapf entsprechend mit 2 Wurzeln, die sich bald vereinigen, so dass jederseits 2 neben einander verlaufende Gefässcanäle in den Halstheil der Gliederkette eintreten. Der unterhalb des Ringes gelegene Theil der Gefässe soll ausserdem, bevor diese in den Halstheil eintreten, eine Anzahl anastomosirender, feiner Seitenäste, die sich im Kopf in der Höhe der Saugnäpfe verbreiten, entsenden.

Eine Regelmässigkeit in dem Ursprung der Seitengefässe derart, dass jedes der 4 Längsgefässe mit 2 Wurzeln entspringt, habe ich nicht feststellen können. Auch entsenden die Seitengefässe keine Zweige an die Saugnäpfe. Letztere werden vielmehr von Gefässen, die vom Plexus abgehen, umgeben, wie oben eingehend beschrieben ist.

Mit der Geschichte des Nebengefässes der Tänien, dessen Vorhandensein wir auch bei *Cysticercus fasciolaris* constatirt haben, hat es eine nicht uninteressante Bewandtniss. SOMMER (1874) beschrieb in seiner Arbeit über die Entwicklung der Geschlechtsorgane bei *Taenia solium* und *Taenia saginata* ein an der medialen Seite des excretorischen Gefässstammes verlaufendes Gefäss, welches ohne Verbindung mit jenem den ganzen Körper des Bandwurms durchziehen soll. Obwohl bereits NITSCHKE (1873) bei *Taenia crassicollis* und andern von ihm untersuchten Formen jederseits 2 Längsgefässe unterschieden hatte, wurde die Existenz dieses Gefässes von manchen

Autoren zunächst angezweifelt, andere, wie LEUCKART (1879—86) und sein Schüler KAHANE (1880), behaupteten, SOMMER habe den Hauptseitennerven an die innere Seite des Hauptlängsgefäßes verlegt. Durch die Arbeit BLOCHMANN'S (1892): „Ueber SOMMER'S sog. plasmatisches Längsgefäß bei *Taenia saginata* und *solium*“ wurde erst die Bedeutung des bei vielen Vertretern der Gattung *Taenia* vorhandenen Nebengefäßes in das richtige Licht gestellt; darnach stellen die „plasmatischen Längsgefäße“ reducirte, excretorische Längscanäle dar, die sich von den Hauptcanälen jedoch dadurch auszeichnen, dass sie im Körper weder Anastomosen unter einander bilden, noch Verbindungen mit den Hauptgefäßen eingehen. Dieses Verhalten trifft für unser Object auch zu. Wie wir gesehen haben, stehen Haupt- und Nebencanäle nur im Kopf mit einander in Verbindung. Für den letzten Abschnitt der Blase ist der exacte Beweis zwar nicht zu erbringen, dass eine Verbindung fehlt. Es ist jedoch auf Grund der Befunde wahrscheinlich, dass eine solche nicht vorhanden ist. Für *Taenia crassicolis*, welcher die Blase fehlt, trifft die Behauptung im vollen Umfang zu. Ich stehe deshalb nicht an, das Nebengefäß einfach für einen rücklaufenden Ast des Hauptgefäßes zu halten, welcher durch Umbiegen des Hauptcanals im Kopf entstanden ist. Unterstützt wird meine Annahme noch dadurch, dass Ausmündungen durch Foramina secundaria stets nur vom Hauptgefäß oder seinen Aesten ausgehen. Eine weitere Berechtigung meiner Auffassung erhielt ich durch Befunde, die ich an jungen Exemplaren einer *Moniezia sp.*, welche noch keine Glieder abgestossen hatte, aufnahm. Bei diesen war am hintern Ende ein Excretionsporus vorhanden, in welchen die Hauptgefäße einmündeten. Die Nebengefäße endeten stets in einem der letzten Glieder blind geschlossen im Parenchym, zuweilen mit einer kugligen Anschwellung.

#### Das Nervensystem.

Ueber das Nervensystem von *Cysticercus fasciolaris* ist meines Wissens ausser den Angaben in der schon oft erwähnten VOGEL'Schen Arbeit nichts bekannt. *Taenia crassicolis* ist viel häufiger einer anatomischen Untersuchung unterzogen, wobei auch das Nervensystem Berücksichtigung fand. Von diesen ältern Untersuchern der *Taenia crassicolis* und auch anderer Tänien sind besonders NITSCHKE, STEUDENER, SCHNEIDER, JOSEPH u. A. zu nennen. Es würde über den Rahmen der vorliegenden Arbeit hinausgehen, wenn ich die Befunde dieser Forscher sämmtlich referiren wollte, zumal alle diese Arbeiten,

auf welche ich im Text gelegentlich zurückkommen werde, von den Resultaten zweier neuerer Forscher, NIEMIEC (1888) und COHN (1899), überholt sind. Ersterer hat eine grosse Anzahl Tänien, speciell das Nervensystem derselben, untersucht, *Taenia crassicollis* jedoch nicht. Auf seinen Befunden hat COHN (1899) weiter gearbeitet, indem ihm die Anwendung specifischer Färbemethoden eine mehr in Einzelheiten gehende Untersuchung ermöglichte. Der Umstand, dass die gewöhnlichen Methoden der Nervenfärbung mit Methylenblau, Gold etc. bei Trematoden und Cestoden im Stich lassen, dass andererseits an ungefärbten (d. h. Nerven ungefärbt) Präparaten die Verfolgung von feinen Nervenverzweigungen wegen der gleichen Farbe der Nervensubstanz und des Parenchyms erhebliche Schwierigkeiten bietet, ist wohl der Grund gewesen, weshalb unsre Kenntnisse über das Nervensystem dieser Würmer sehr lange äusserst lückenhaft waren. Erst nach und nach, für Cestoden besonders durch die Arbeiten NIEMIEC's und COHN's, wurden Resultate gezeitigt, von denen man zuvor keine Ahnung hatte und welche bewiesen, dass das Nervensystem dieser torpiden, im Darm anderer Thiere schmarotzender Würmer bei weitem nicht so einfach gebaut ist, wie man lange Zeit annahm. Die Befunde über das Nervensystem von *Cysticercus fasciolaris*, welche ich auf den folgenden Seiten niederschreiben werde, habe ich nicht an besonders auf Nerven gefärbten Präparaten festgestellt. Wie bereits am Eingange der Arbeit bemerkt ist, sind meine sämtlichen Präparate mit Hämatoxylin und Orange gefärbt. Wenn ich nun nicht alles bei *Cysticercus fasciolaris* so gesehen und gefunden habe, wie es COHN (1899), auf welchen ich mich in den Hauptsachen beziehen werde, für das Nervensystem von *Taenia crassicollis* angiebt, so will ich damit nicht in jedem Fall behaupten, dass manche Einzelheiten der COHN'schen Beschreibung für den Katzenbandwurm bei dessen Finne nicht vorhanden sind; man möge immer berücksichtigen, dass ich keine specifische Nervenfärbung anwandte, während COHN seine Objecte besonders auf Nerven färbte und zwar mit einer Flüssigkeit, deren Zusammensetzung er in seiner Arbeit nicht angiebt, da dieselbe „geistiges Eigenthum“ des Herrn Dr. LÜHE ist. Andererseits glaube ich, dass meine Abbildungen, die direct nach Schnitten gezeichnet sind, davon zeugen werden, dass man im Stande ist, auch ohne specifische Färbung manches zu sehen. Ich möchte hierzu noch bemerken, dass besonders Objecte, die in  $2\frac{1}{2}$ proc. Formollösung und in concentrirtem Sublimat conservirt waren, eine sehr gute Erhaltung des Nervengewebes zeigten. Wurden Schnitte von solchen Objecten mit Hämatoxylin überfärbt, sehr lange mit Ammoniak-

alaun differenziert und dann mit einer kräftigen Orangetinction versehen, so waren in den Präparaten aus Formol die Nerven meist an ihrer silberweissen Farbe von dem stärker mit Orange gefärbten Parenchym leidlich zu unterscheiden. Auf dieselbe Weise behandelte Präparate aus Sublimat besaßen im Gegensatz hierzu Nerven von fast brauner Farbe, so dass wiederum einigermaßen ein Unterschied zwischen Parenchym und Nervengewebe vorhanden war.

Im Wesentlichen stimmen meine Befunde an *Cysticercus fasciolaris* mit denen COHN's an *Taenia crassicolis* überein, unterscheiden sich aber von der VOGEL'schen Schilderung des Nervensystems der Mäusefinne in fast allen Punkten, so dass ich nicht umhin kann, die entsprechende Beschreibung des zuletzt genannten Autors wiederum wörtlich anzuführen.

„Der *Cysticercus fasciolaris* besitzt ein deutliches Nervensystem. Dasselbe besteht jederseits aus einem einfachen Strang, welcher die Schwanzblase und die Glieder durchzieht und sich im Kopf unterhalb des Rostellums durch einen schwachen Bogen mit dem Stamm der andern Seite vereinigt; die Convexität dieses Bogens ist gegen die Spitze des Kopfes gerichtet.

Die Nervenstämmen sind zwar im Kopf des *Cysticercus* etwas stärker als in den Gliedern und in der Schwanzblase; eine bedeutendere Grössenzunahme aber oder gar eine Anschwellung an irgend einer Stelle, die als Ganglion zu deuten wäre, ist nicht vorhanden, ebenso wenig eine Ausstrahlung in den Kopf hinein.

Die beiden Nervenäste haben ungefähr den gleichen Durchmesser wie die grössern Excretionsgefässe und durchziehen die einzelnen Glieder an der distalen Seite derselben als fast ganz gerade Stränge, nur durch eine schwache Bindegewebslage von ihnen getrennt.

Auf die Schwanzblase übertretend, verlaufen sie jederseits an der äussern Seite des grössern Gefässes und gehen in der Nähe der Mündungsstelle des excretorischen Hauptstammes in einander über, um schliesslich im Parenchym zu endigen.

Ausser an der Endigungsstelle in der Schwanzblase und an dem Uebergangsbogen im Kopf zeigten die beiden Längsstämme keinerlei Verbindung unter einander. Ganglienzellen oder Nervenendapparate aufzufinden war mir nicht möglich.

Bei *Taenia crassicolis* hat NITSCHKE jederseits 5 von ihm als spongiose Stränge bezeichnete Gebilde, deren Natur als Nerven er noch nicht kannte, beschrieben; STEUDENER sah jederseits 3 dieser

Stränge, welche er sich dadurch entstanden denkt, dass die ausstrahlenden Fasern der Quermuskellage den ursprünglich einfachen Nerv in 3 Theilstränge zerlegt hätten. Die Dreizahl der Stränge bei *Taenia crassicollis* kann ich bestätigen. Bei *Cysticercus fasciolaris* dagegen ist jederseits nur ein einziger Nervenstamm vorhanden, wie ich mich auf Quer- und Längsschnitten überzeugte.“

Die Anordnung des Nervensystems von *Cysticercus fasciolaris* zeigt ein verschiednes Verhalten in Kopf, Gliedern und Endblase, gerade wie die beiden andern Organsysteme, die wir bereits kennen lernten. Aus Zweckmässigkeitsgründen werde ich wiederum mit der Beschreibung der Anordnung der Nerven im gegliederten Körper beginnen.

### Das Nervensystem in den Gliedern.

Ueber die Anordnung der Nerven in den Gliedern orientiren wir uns am besten auf Querschnitten. Auf einem solchen (Fig. 5) bemerkt man aussen vom Hauptexcretionscanal der einen Seite 3 Nervenquerschnitte, einen grössern, der lateralen Seite jenes Gefässes dicht anliegend und 2 kleinere, welche mit dem grossen in derselben Sagittalebene liegen, davon jedoch durch Quermuskelfasern, welche nach den Gliedrändern fingerförmig ausstrahlen, getrennt sind. Der Querschnitt des lateralen Hauptnerven (*msn*) hat die Gestalt eines unregelmässigen Ovals, dessen grösster Durchmesser dorsoventral gelegen ist, und grenzt sich deutlich von der Umgebung ab. Bei stärkerer Vergrösserung erkennt man, dass der ganze Nerv sich aus einer Anzahl ungleich starker Fasern zusammensetzt, deren Querschnitte winzige Kreise darstellen, so dass der ganze Nervenquerschnitt an das Aussehen von Seifenschaum erinnert. Die beiden dorsal- resp. ventralwärts vom Hauptnerven verlaufenden lateralen Nebennerven (*lsn*) zeigen dasselbe Aussehen auf dem Querschnitt; letzterer ist jedoch mehr rundlich; auch erreichen die den Nerven zusammensetzenden einzelnen Fasern nicht die Stärke wie im Hauptnerven.

Dasselbe Bild wiederholt sich auf der diametral gegenüber liegenden Seite des Querschnitts, so dass wir damit das Vorkommen von 6 Nerven in den Gliedern festgestellt haben. Das Vorhandene ist damit noch nicht erschöpft. Wir finden noch weitere 4 ungleich grosse Nervenquerschnitte in dem Gesichtsfeld, symmetrisch zum medianen Flächen- und Sagittalschnitt angeordnet, an der Grenze zwischen Längs- und Quermusculatur. Diese dorsalen resp. ventralen Längsnerven (*dln* und *vln*), auch Mediannerven genannt, weil sie mehr

in der Mitte des Körpers gelegen sind im Gegensatz zu den Seitennerven, haben meist die Stärke der lateralen Nebennerven, sind bisweilen jedoch noch etwas feiner.

Betreffs der Anordnung der Nerven in den Gliedern gleicht *Cysticercus fasciolaris* vollkommen den Tänien im Allgemeinen und der *Taenia crassicollis* im Speziellen, wie COHN dieselbe beschrieben hat. Die Uebereinstimmung ist jedoch noch eine vollkommenere. Aeltere Untersucher von Cestoden wie KAHANE (1880), ZSCHOKKE (1888) kannten nur einen lateralen Nerven jederseits. NIEMIEC (1888) beschrieb zuerst die lateralen Nebennerven und die dorsalen und ventralen Längsnerven. Eine Verbindung dieser 10 Nerven in den Gliedern unter einander durch eine Commissur derart, dass ein vollkommener Ring entsteht, hat SCHEIBEL (1895) zuerst für *Taenia magna* des Pferdes beschrieben. Später ist diese Ringbildung, welche in jedem Gliede einmal am hintern Ende desselben vorhanden ist, auch bei andern Tänien, so für *Taenia crassicollis* von COHN (1899) nachgewiesen. Das Vorhandensein solcher Ringcommissuren zwischen den 10 Längsnerven zu constatiren, ist mir auch für *Cysticercus fasciolaris* gelungen. Die Commissuren haben ihre Lage zwischen Längs- und Quermusculatur und werden durch äusserst feine Fasern gebildet. Es gelingt nicht immer, den vollkommenen Ring auf einem Querschnitt nachzuweisen, man muss in der Regel benachbarte Schnitte zur Hülfe nehmen. Thatsache ist, dass die Commissuren überall in dem gegliederten Körper der Mäusefinne vorkommen und zwar stets eine in jedem Gliede. Da die Geschlechtsorgane bei *Cysticercus fasciolaris* fehlen, bestimmt man die Gliedgrenzen auf Querschnitten durch das spärliche Vorhandensein oder den vollkommenen Mangel der Quermusculatur (Fig. 9).

Vergleichen wir mit diesen Angaben die Befunde COHN's über die Anordnung der Nerven in den Gliedern der *Taenia crassicollis*, so ist eine vollkommene Uebereinstimmung der entsprechenden Verhältnisse der Finne und ihres Wurms zu constatiren. Wenn VOGEL (1888) in seinen oben citirten Angaben dem *Cysticercus fasciolaris* jederseits nur einen Nervenstamm, der *Taenia crassicollis* mit STEUDENER (1877) nur 3 Nervenstämme zuerkennt, so beruht dies eben auf einem Irrthum. Unerwähnt möchte ich nicht lassen, dass bereits NITSCHKE (1873) die 10 Längsnerven im Halstheil der *Taenia crassicollis* richtig gesehen und abgebildet hat (vgl. seine fig. 3); er beschreibt die Nerven als spongiose Stränge, die den Bandwurmkörper durchziehen; ihre wahre Natur hatte er noch nicht erkannt.

Die beschriebenen 10 Nerven durchziehen den gesammten gegliederten Körper des *Cysticercus fasciolaris* vom Kopf bis zur Endblase; in jedem Gliede wird eine Ringcommissur gebildet, so dass zu den bereits bekannten Merkmalen der innern Gliederung 1) durch Auftreten von Queranastomosen der lateralen Hauptexcretionscanäle, 2) durch Unterbrechung der Quermusculatur an den Gliedgrenzen und theilweises Ausstrahlen der äussern Längsmuskellage in die Gliedwülste noch dieses 3) Criterium von Seiten des Nervensystems gekommen ist.

Wenden wir uns nun zur Verfolgung der Nerven beim Uebergang auf die Endblase und in den Kopf.

### Das Nervensystem in der Endblase.

Die Verfolgung der Nerven nach ihrem distalen Ende zu bietet nicht unerhebliche Schwierigkeiten. Man sieht auf Querschnitten, dass die einzelnen Nerven nach dem Uebergang auf die Blase feiner werden. Die Lage der Hauptseitennerven zu den Excretionscanälen, die sich in der Blase theilen, ist nicht mehr so constant wie in den Gliedern. Wegen ihrer Feinheit sind die einzelnen Nervenfasern in dem Gewirr von Muskelfasern schwer zu verfolgen. Die dorsalen und ventralen Mediannerven sowie die lateralen Nebennerven verschwinden deshalb bald auf Querschnitten durch die Endblase; jeden Falls sind sie als Nervenstämme nicht mehr deutlich zu erkennen. Die lateralen Hauptnerven kann man hingegen noch eine Strecke lang deutlich verfolgen, wenn auch ihr Querschnitt kleiner wird (Fig. 1 *n*). Nachdem sie in einem nach aussen gerichteten Bogen aus dem letzten Glied in die Blase übergetreten sind, verlaufen dieselben in der Blasenwand nach aussen an die netzförmige Muskellage dieser grenzend. Ungefähr an der Grenze des ersten und zweiten Drittels der Schwanzblase lösen sich die Nerven in feine Fasern auf, deren Querschnitte aus den oben angegebenen Gründen bald nicht mehr deutlich zu erkennen und deshalb auch nicht zu verfolgen sind. Flächenschnitte bestätigen diesen aus Querschnitten gewonnenen Befund. In der zweiten Hälfte der Endblase ist es mir niemals gelungen, mit Sicherheit Nervenfasern nachzuweisen. Ich lasse es dahin gestellt sein, ob die Auflösungen der Hauptnerven am Pole der Blase in Verbindung treten.

Die Beschreibung VOGEL's, dass die beiden Hauptnerven „in ungeschwächter Stärke“ bis an den Pol der Blase verlaufen und sich hier verbinden, um im Parenchym zu endigen, ist jeden Falls ebenso unzutreffend wie seine Angabe über einen gemeinschaftlichen Porus in

der Endblase, an welchem die Vereinigung der beiden Hauptnerven stattfinden soll.

### Das Nervensystem im Kopf.

In jedem Gliede durch eine Ringcommissur verbunden, treten alle 10 Nerven durch den Hals in den Kopf ein (Fig. 6). Kurz oberhalb der Vereinigung der Excretionsgefässtämme auf jeder Seite, bilden sämtliche Nerven ganglionäre Anschwellungen, in denen grosse Ganglienzellen mit deutlichen Kernen zu erkennen sind. Die ganglionären Anschwellungen der 3 Seitennerven verschmelzen jederseits zu einem grossen Ganglion. Diese beiden grossen Nervenknotten (*ghr*) sind von dem Nervensystem der Tánien am längsten bekannt; sie sind es, welche in Verbindung mit einer zwischen ihnen vorhandenen Quercommissur (*qc*), auf deren Lage ich weiter unten eingehen werde, früher kurzweg als „Gehirn“ bezeichnet wurden (Fig. 10 u. 16). Sämtliche Ganglien, 6 also an der Zahl, 2 dorsale, 2 ventrale und 2 laterale, verbinden sich zu einem geschlossenen Ring, der, nach aussen durch den Gefässgürtel begrenzt, rund um das Rostellarpolster gelegen ist. Dem Brauche NIEMIEC's und COHN's zu Folge wollen wir diese Ringcommissur als „obere polygonale Nervencommissur“ bezeichnen (*orc*). Der Zusatz „obere“ wird später verständlich werden. Fig. 12 zeigt uns ein Bild derselben. Da der Querschnitt kein idealer ist, ist der Ring nicht im vollen Zusammenhang getroffen. Ergänzt wird die Vorstellung durch Fig. 13, welche einige weitere Stücke der „obern polygonalen Commissur“ zeigt. Letztere ist nun nicht die einzige Verbindung der 10 Nerven in dieser Höhe. Die dorsalen Mediannerven treten für sich mit den ventralen durch eine Commissur in Verbindung, welche in dorsoventraler Richtung gelegen und mit ihrem Bogen nach vorn geöffnet ist, ebenso die beiden grossen Ganglien der vereinigten, lateralen Nerven durch eine Quercommissur (*qc*), auf welche ich bei der ersten Erwähnung jener bereits hindeutete, die ihre Concavität ebenfalls nach vorn richtet und die von den Mittelnerven gebildete Commissur unter einem rechten Winkel kreuzt. Letztere entspringt, da sie die Verbindung von 2 ventralen mit 2 dorsalen Nerven darstellt, dorsal und ventral mit 2 Wurzeln, welche sich vereinigen, so dass das Mittelstück (*kqc* Fig. 10 u. 16) ein einheitlicher Stamm ist. Dieses einheitliche Stück kreuzt die Nervenquercommissur, so dass man auf Querschnitten ein Nervenkreuz zu sehen bekommt, (*nk* Fig. 5). Ein solches Nervenkreuz ist von COHN (1899) für *Taenia crassicolis* und von NIEMIEC (1888) für viele andere Tánien nachge-

wiesen. Es hat seine Lage unmittelbar unter der hintern Fläche des Rostellarpolsters zwischen diesem und dem hier vorhandenen Excretionsgefässnetze. Man kann an dem Kreuz deutlich die Zusammensetzung aus einzelnen Nervenfasern erkennen (Fig. 5), die eine Platte bilden. Die dorsoventrale Commissur (*kqc*), von COHN auch wohl Kreuzast der Nervenquercommissur genannt, geht unterhalb der letztern hindurch, wie uns Fig. 10 und 16 veranschaulichen. Erwähnen wir nun noch, dass von der Quercommissur dicht an ihrem Ursprung aus den grossen Seitenganglien nach der Mitte der getrennten Wurzeln der dorsoventralen Commissur auf jeder Seite dorsal- und ventralwärts ein feiner Nervenstrang entsandt wird (*gquc* Fig. 12), so sind die unterhalb der polygonalen Commissur vorhandenen Nervenverbindungen abgethan. Ein geschlossener Ring wird durch die zuletzt erwähnten Stränge nicht gebildet; es bleibt ventral und dorsal je eine Lücke.

Die dorsoventrale und die Quercommissur kann man passend mit einem Apparat von Gurten vergleichen, in welchem das Rostellum hängt. Betrachten wir einen Querschnitt durch das Rostellarpolster in der Mitte zwischen polygonaler Ringcommissur und Nervenkreuz (Fig. 6), so müssen wir dort 16 Nervenquerschnitte antreffen.

- 1) Die 10 Körpernerven *msn*, *lsn*, *vln*, *dln*;
- 2) 2 Querschnitte der Quercommissur *qc*;
- 3) je 2 Querschnitte, die von den Gabelästen der dorsoventralen Commissur herrühren, *ga*.

Die Querschnitte der Commissuren unterscheiden sich von denen der Körpernerven, dass die einzelnen Fasern jener stärker sind als dieser, der Querschnitt der Commissuren in Folge dessen im Ganzen grobmaschiger aussieht als der der Nerven (Fig. 6).

Von den Ganglien der dorsalen, ventralen und lateralen Nerven begeben sich ansehnliche Aeste an die ihnen benachbarten Saugnäpfe und umgeben diese gabelförmig.

Nachdem die Nerven an der Bildung der soeben beschriebenen Verbindungen Theil genommen haben, verlaufen sie in ihrer alten Richtung weiter, jedoch mit dem Unterschied, dass aus den grossen Seitenganglien nur ein Nervenstamm wieder heraustritt. Die so nur noch in der Sechszahl vorhandenen Nerven treten abermals zu einem Ring zusammen, der das Rostellum umgiebt, zu dem sog. Rostellar-ring COHN's. Derselbe ist etwas enger und schwächer als die obere polygonale Commissur; die in dem Ring gelegenen Ganglien der Nerven

sind auch nur klein und enthalten spärlich Nervenzellen (*rr* Fig. 13 u. 14).

Vom Rostellarring ab nach vorn lassen sich die Körpernerven als solche nicht mehr verfolgen. Aus jenem entspringen vielmehr eine grössere Anzahl Nerven, bis 20, welche nach dem Scheitel des Kopfs zu verlaufen, um im Parenchym zu endigen. Sie bilden unter Umständen noch einen sehr feinen, immer unvollkommenen Ring, den sog. Apicalring (*apr*), welcher in der Höhe der innern Wurzelfortsätze der Haken liegt und keine Ganglien enthält (s. Fig. 14 u. 15). COHN hat die den Apicalring zusammensetzenden Nerven Apicalnerven (*apn*) genannt.

Wie wir im Vorstehenden gesehen haben, sind 3 Nervenringe im Kopfe des *Cysticercus fasciolaris* vorhanden. Am weitesten unten liegt die obere polygonale Commissur, dann folgt der Rostellarring und endlich der nicht vollkommen geschlossene Apicalring. Sämtliche Ringe liegen dem Rostellum dicht an. Auf Sagittalschnitten durch die Finne müssen wir die Ringe auf dem Querschnitt zu sehen bekommen (s. Fig. 11). Rechterseits ist gerade der Abschnitt eines Mediannerven getroffen, welcher sich von der obern polygonalen Commissur (*orc*) zum Rostellarring (*rr*) begiebt. Der Apicalring ist wegen seiner Feinheit schwer zur Anschauung zu bringen, zumal er auch meist mannigfach unterbrochen ist.

Es unterliegt keinem Zweifel, dass von den Nervenringen und ihren Ganglien feine Aeste abgehen, um die Saugnäpfe, das Polster und Kissen zu versorgen. Die genaue Verfolgung dieser feinen Aeste gestaltet sich jedoch an nicht speciell auf Nervenfasern gefärbten Präparaten sehr schwierig, weshalb ich darauf nicht eingegangen bin. Als besonderes Centralorgan für die Innervation dürfte wohl die obere polygonale Commissur in Betracht kommen, weniger Rostellar- und Apicalring.

COHN's (1899) Beschreibung des Nervensystems der *Taenia crassicollis* stimmt mit der von mir gegebenen Darstellung für *Cysticercus fasciolaris* im Wesentlichen überein. Es sei mir gestattet, noch kurz auf einige geringfügige Abweichungen einzugehen.

Nach COHN treten bei *Taenia crassicollis* 2 getrennte Nerven aus den grossen Seitenganglien hervor. Der Rostellarring wird demnach von 8 und nicht von 6 Nerven gebildet. Ich habe nur in einem einzigen Falle 2 deutlich von einander getrennte Nerven aus den betreffenden Ganglien kommen sehen und zwar bei einer ganz jungen

Finne, die im Theil II der Arbeit noch eingehende Erwähnung finden wird.

Nach dem Vorgange von NIEMIEC (1888) unterscheidet COHN auch bei *Taenia crassicollis* unterhalb der obern polygonalen Commissur noch eine untere und unterste Ringcommissur, die im Halse ihre Lage haben sollen. Es ist richtig, dass dort Nervenringe vorhanden sind. Dies sind eben Ringcommissuren der Glieder, da der Katzenbandwurm einen eigentlichen Hals, wie z. B. *Taenia magna*, nicht hat. Da die Ringe sich nicht durch besondere Stärke auszeichnen, sehe ich die Aufstellung einer besondern Bezeichnung für dieselben nicht ein.

Ausser den primären, medianen Längsnerven, 2 dorsalen und 2 ventralen, soll im „Halse“ der *Taenia crassicollis* noch eine grössere Anzahl secundärer Längsnerven vorhanden sein, welche durch Querästchen verbunden, gewissermaassen ein Gitter von Nervengewebe um die Mittelschicht des Körpers bilden. Ich bin nur in der Lage, das Vorkommen ganz vereinzelter secundärer Längsfasern zu bestätigen.

Nach VOGEL (1888) gestaltet sich die Anordnung des gesammten Nervensystems bei der Mäusefinne viel einfacher. „Die Nervenstämme sind zwar im Kopf des Cysticercus etwas stärker als in den Gliedern und der Schwanzblase; eine bedeutendere Grössenzunahme aber oder gar eine Anschwellung an irgend einer Stelle, die als Ganglion zu deuten wäre, ist nicht vorhanden, eben so wenig eine Ausstrahlung in den Kopf hinein. Ausser an der Uebergangsstelle im Kopf und an der Vereinigungsstelle in der Endblase zeigten die beiden Längsstämme keinerlei Verbindung untereinander.“ Ganglienzellen oder gar Nervenendapparate aufzufinden, war VOGEL nicht möglich.

Ich beschränke mich betreffs dieser Schilderung darauf, auf meine Abbildungen und die angeführte Beschreibung zu verweisen.

In welcher Beziehung stehen *Cysticercus fasciolaris* und *Taenia crassicollis* zu einander betreffs der Höhe ihrer Organisation?

Wie wir auf den vorhergehenden Blättern gesehen haben, besitzt *Cysticercus fasciolaris* bereits eine für eine Finne sehr hohe Entwicklung seiner Organsysteme. Derselbe unterscheidet sich von der *Taenia crassicollis* nur durch die Anwesenheit einer Endblase und das Fehlen von Geschlechtsorganen; die Mittelschicht der Glieder unseres Cysticercus wird ausschliesslich durch Parenchym, dem zahlreiche Kalkkörper eingelagert sind, gebildet. Geschlechtsorgane sind nie vorhanden,

auch nicht andeutungsweise, was ich hier nochmals ausdrücklich betonen möchte.

Die übrigen Organsysteme zeigen bis ins Einzelne dieselbe Differenzirung bei *Cysticercus fasciolaris* wie bei der dazu gehörigen Tanie, wie ich bereits in den betreffenden anatomischen Capiteln hervorgehoben habe. Man würde deshalb einer irrigen Ansicht huldigen, wenn man annähme, die Gliederung der Mäusefinne sei nur eine äusserliche und deshalb keine echte. Ein Unterschied besteht in dieser Beziehung zwischen der Finne und dem Bandwurm nicht.

Gerade so wie man aus dem Verhalten der in das Parenchym eingebetteten Nerven, Muskeln und Excretionscanäle die Gliedgrenzen feststellen konnte, findet auch der Uebergang des gegliederten Körpers der Finne in die Schwanzblase seinen Ausdruck in einem ganz bestimmten Verhalten der einzelnen Organsysteme; die Quermusculatur tritt nicht mit auf die Blase über, die Nerven und Excretionscanäle lösen sich in der Wand der Blase auf. Man ist dadurch im Stande, anatomisch recht genau die Stelle zu bestimmen, an welcher der bandwurmähnliche Körper des *Cysticercus* aufhört und die Blase, der einzige finnenähnliche Theil, beginnt.

Als etwas Eigenthümliches muss allerdings das Vorkommen jener Hohlräume im Körperparenchym bezeichnet werden. Auf alle diese Punkte werde ich nochmals im III. Theil der Arbeit ausführlich zurückkommen.

## II. Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des *Cysticercus fasciolaris*.

Ich habe dieses Capitel „Beiträge zur Entwicklungsgeschichte“ überschrieben, da mein ursprünglicher Plan, die Entwicklung des *Cysticercus fasciolaris* lückenlos vom Stadium der hohlen Blase bis zur fertigen Finne zu verfolgen, an den negativen Resultaten der von mir an Mäusen vorgenommenen Invasionsversuche scheiterte. Um mir Entwicklungsstadien verschiedenen Alters zu verschaffen, verfütterte ich an weisse Mäuse und Ratten reife Glieder der *Taenia crassicolis*, die ich frisch getödteten Katzen entnahm, wie das auch bereits vor mir RAUM (1883) und VOGEL (1888) gethan haben. Der erste, welcher aus Embryonen der *Taenia crassicolis* durch Verfütterung an Mäuse *Cysticercus fasciolaris* züchtete und damit den exacten Beweis für den Zusammenhang der beiden Thiere brachte, war LEUCKART (1855). Die Beschaffung von *Taenia crassicolis* bot keine Schwierigkeiten, da die

meisten Katzen (wenigstens in der Umgegend von Giessen) in geringerer (1—2) oder grösserer (bis 12) Anzahl mit diesem Wurm behaftet zu sein pflegen. Panirt man die reifen Proglottiden mit etwas Mehl und legt letztere so präparirt den Mäusen vor, so verzehren dieselben den Bissen meist anstandslos<sup>1)</sup>. Die gefütterten Mäuse wurden isolirt und in bestimmten Zwischenräumen getödtet. Irgend welche Krankheitserscheinungen habe ich merkwürdiger Weise an den gefütterten Thieren nicht beobachtet, wie ich in Uebereinstimmung mit VOGEL (1888) im Gegensatz zu RAUM (1883) angeben muss.

Die Sectionsergebnisse gestalteten sich verschieden.

In den meisten Fällen war der Versuch der Invasion vollkommen misslungen. Trotzdem von den Mäusen wiederholt 5 Bandwurmglieder (!) aufgenommen waren, fand sich in der Leber nach 4—5 Wochen keine Spur von Cysticerken.

Bei andern Mäusen fanden sich dicht unter der Leberserosa stecknadelkopfgrosse, weissliche Herde, die sich hart anföhlten und beim Durchschneiden mit dem Messer knirschten. In einer weissen Ratte, die ich zweimal, 50 und 97 Tage, vor ihrer Tödtung gefütterte hatte, zählte ich 4 kleinere und 9 grössere solcher Herde.

Endlich beobachtete ich auch bei mehreren Mäusen, die ich 39 bis 47 Tage nach den Invasionsversuchen obducirte, hirsekorn-grosse Bläschen unter dem serösen Ueberzug der Leber, die sich bei näherer Untersuchung thatsächlich als junge Entwicklungsstadien von *Cysticercus fasciolaris* erwiesen. An Serienschnitten stellte ich an diesen Objecten fest, dass die Entwicklung der Finne in dieser Zeit bis zur Bildung einer mehr oder weniger hohlen Blase fortgeschritten war. Letztere war jedoch nicht kuglig, sondern hatte durch einen auf sie ausgeübten Druck eine oder mehrere Dellen bekommen. Auch lag die Wand der Blase der von dem gereizten Lebergewebe gebildeten, aus mehreren Schichten bestehenden Cyste nicht mehr dicht an. Sowohl in dem Zwischenraum zwischen Blase und Cyste als auch im Innern der Blase selbst fanden sich zahlreiche dunkel gefärbte Zellen, die auch an Stellen, an welchen die Blasenwand einen Riss bekommen hatte, zu sehen waren. Ich halte diese Zellen für Leukocyten, die aus dem Leberparenchym dorthin gewandert sind, um eine Degeneration des eingedrungenen Fremdlings zu bezwecken. An einzelnen Objecten waren die Randpartien der Blase auch bereits verkalkt. Das

---

1) Zur genauen Beobachtung werden die Mäuse bei der Fütterung zweckmässig unter eine Glasglocke gesetzt.

ganze Bild stellt demnach einen seitens des Organismus eingeleiteten sanitären Process dar, welcher darauf hinausgeht, die junge Finne wieder zu eliminiren <sup>1)</sup>.

Aehnliche negative Resultate hatte HOFMANN (1901) Anfangs zu verzeichnen, als er Fütterungsversuche mit reifen Gliedern von *Taenia crassicollis* an Mäusen unternahm, um die Wanderung der Tänienembryonen zu studiren. HOFMANN giebt an, dass ganz junge Mäuse weniger widerstandsfähig gegen eine Invasion seien. Als derselbe seine Ergebnisse publicirte, war ich schon mit der Abfassung des vorliegenden Textes beschäftigt und konnte daher die Erfahrungen HOFMANN's praktisch nicht mehr verwerthen.

Da die von mir durch Fütterung erzielten Entwicklungsstadien von *Cysticercus fasciolaris* als normale nicht gelten konnten, war ich nur in der Lage, einige frühe Stadien, welche ich unter den Vorräthen des Zoologischen Instituts vorfand, zu untersuchen und zu beschreiben. Eine Zeitangabe über das Alter dieser Stadien zu machen, ist mir nicht möglich, denn dieselben wurden aus gelegentlich zur Section kommenden Mäusen während mehrerer Jahre conservirt.

Betreffs der ersten Entwicklung des *Cysticercus*, von der Aufnahme der Bandwurmembryonen in den Magen der Mäuse bis zum Entstehen einer hohlen Blase in der Leber, verweise ich auf die Arbeiten von RAUM (1883) und HOFMANN (1901), welche auch Abbildungen junger *Cysticercen* bringen. RAUM's Abbildungen finden sich nicht bei seiner Dissertation, sondern in BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 4, Cestodes, tab. 49. Auf ältere Stadien, die beide Autoren nebenbei untersucht haben, werde ich weiter unten zurückkommen.

VOGEL (1888) hat ebenfalls versucht, die Entwicklung der Mäusefinne mit Hülfe von Fütterungsversuchen festzustellen. Zeichnungen sind seiner Arbeit nicht beigegeben. Auch beschreibt VOGEL nichts, was man nicht bereits durch RAUM's Arbeit und LEUCKART's Angaben über die Entwicklung von *Cysticercus pisiformis* bereits wusste, wie er auch selbst angiebt.

Auf zwei Angaben, die VOGEL in seiner Arbeit über das Vor-

---

1) Analoge Fälle aus der Entwicklung anderer Finnen sind in der Veterinärpathologie nicht unbekannt. In der Musculatur der Schweine sind früher häufig abgekapselte Kalkconcremente beobachtet, Veränderungen, die man mit dem nicht sehr schönen Namen „Cestodontuberculose“ belegt hat. Im Gegensatz zur echten Tuberculose erweisen sich bei diesen Veränderungen die regionären Lymphdrüsen stets intact.

kommen von *Cysticercus fasciolaris* macht, möchte ich hier noch kurz eingehen.

VOGEL (1888) „fand nur ein einziges Mal in ein und derselben Leber 2 grössere Finnen neben einander, während von ihm sonst nur ein Exemplar in jeder Leber angetroffen wurde. In solchen Lebern hingegen, welche schon einen Blasenwurm enthielten, war meist gar keine oder nur eine ganz geringe Spur der künstlichen Invasion zu sehen. Nur in zwei Fällen wurden neben einem ziemlich grossen *Cysticercus* auch noch zahlreiche, aber sehr kleine Bläschen in der Leber gefunden. VOGEL hält deshalb den Schluss für gerechtfertigt, dass die Anwesenheit eines ältern *Cysticercus* in der Leber eine gewisse Immunität gegen das Eindringen, beziehungsweise ungünstige Existenzbedingungen für eine neu einwandernde *Cysticercus*brut darbiete, wie das auch für eine Reihe anderer Parasiten von LEUCKART u. A. nachgewiesen ist.“

Diese Angaben sind bereits von BRAUN in BRONN's Classen und Ordnungen des Thierreichs, V. 4, Cestodes, kritisch beleuchtet. Ich möchte noch die Thatsachen hinzufügen, dass ich viele Male (vgl. Theil III der Arbeit) in einer Leber bis 5 grosse, 8—10 cm lange Finnen gefunden habe. Bildet doch schon der älteste Untersucher der Entwicklung des *Cysticercus fasciolaris*, GOEZE (1782), Pfarrer an der Kirche St. Blasii in Quedlinburg — der bereits wusste, dass das erste, was von unserm *Cysticercus* aus dem Ei entsteht, eine Blase ist, dass der Körper endogen in dieser Blase entsteht und sich erst später umstülpt, Thatsachen, die von GUIDO WAGENER (1848), nachdem sie mehr als 70 Jahre in der Vergessenheit geruht hatten, bestätigt wurden — in seinem Parasitenwerk eine Mäuseleber ab, die ca. 40 grosse Finnen enthält!

Ich habe auch bei meinen Untersuchungen verschiedentlich ungleich alte Stadien in einer Leber gefunden, so in einer weissen Ratte, die aus dem Zoologischen Garten zu Frankfurt stammte, 3 *Cysticerken*, 4, 1 und  $1\frac{1}{2}$  cm lang. Letzterer hatte sich noch nicht lange aus der grossen Endblase hervorstülpt. In einem Falle fand ich in einer Leber 2 Finnen, eine ansehnliche, normal entwickelte und eine kleinere mit anormaler Kopfbildung; beide sassen in einer gemeinschaftlichen Lebercyste.

Eine Erklärung der Beobachtungen VOGEL's, die ich an sich nicht bestreiten will, findet sich vielleicht in den Feststellungen HOFMANN's, dass ältere Mäuse überhaupt schwer mit Erfolg zu füttern sind und

dass die Finnen, die sie bereits haben, im jugendlichen Alter von ihnen acquirirt sind.

Gehen wir nun zur Betrachtung der einzelnen Entwicklungsstadien, insgesamt 6, die mir zur Verfügung standen, über. Es beziehen sich darauf die Abbildungen Fig. 18—20, 23—25.

Das jüngste Stadium, auf einem Längsschnitt in Fig. 18 abgebildet, dürfte ungefähr, wenn man die Abbildungen und Beschreibungen RAUM's (1883) zur Hülfe nimmt, 25 Tage alt sein. Die Finne wird auf diesem Stadium durch eine hohle Blase repräsentirt, deren Wandung durch eine structurlose Membran gebildet wird, welcher an ihrer Innenseite eine Zellschicht in homogener Grundsubstanz aufliegt. Man ist noch nicht im Stande, auf diesem Stadium an den Zellen, welche unter der structurlosen Membran liegen, verschiedene Schichten zu unterscheiden. Die Zellen sind überall gleich, ihre Grenzen undeutlich, die Zellkerne gross und bläschenförmig. An einer Stelle der Wand ist es zu einer lebhaften Zelltheilung und Kernanhäufung gekommen, so dass eine hügelartige Erhebung in die Blase hineinragt. Jene stellt die erste Anlage des Kopfpapfens dar. In der Zeichnung ist letzterer im grössten Schnitt abgebildet; im Centrum des Hügels ist die Zelltheilung am lebhaftesten. Die Streifung, welche auf dem Schnitt durch den Kopfpapfen zu sehen ist, ist nicht auf das Vorhandensein von Muskelfasern zurück zu führen, sondern auf Gerinnsel der Intercellularsubstanz, das beim Conserviren entstanden ist.

Fig. 19 zeigt uns einen in derselben Richtung geführten Schnitt aus dem darauf folgenden Stadium. An der Stelle, an welcher im Innern der Blase durch Wucherung der Kopfpapfen als massiver Zellenhügel entstand, hat sich an der Aussenfläche derselben eine Vertiefung gebildet. Der ursprünglich solide Zapfen beginnt von der Peripherie der Blase her hohl zu werden. Dieses Stadium würde ungefähr dem von RAUM als 33tägig geschilderten an die Seite zu stellen sein. Ausser dem Beginn des Hohlwerdens der Kopfanlage sind an diesem Stadium noch weitere Differenzirungen zu erkennen. Die Region der lebhaften Zellwucherung hat sich schärfer abgegrenzt; die Zellen, welche der structurlosen Membran anliegen, haben begonnen, sich besonders im Bereich des Kopfpapfens senkrecht zur Membran zu richten und zu strecken und damit das charakteristische Aussehen des Palissadenepithels der Subcuticula der Cestoden anzunehmen. In der Mitte der Kopfanlage ist eine Lücke zu sehen. Dieselbe ist jedoch nicht als die erste Anlage des Excretionsgefässsystems zu betrachten, da sie nur in diesem einen Schnitt der Serie vorhanden und deshalb wahrscheinlich ein Kunst-

product ist. Die Höhlung des Kopfzapfens ist zum grössten Theil mit vom Leberparenchym gebildetem Cystengewebe ausgefüllt, was in der Zeichnung nicht zum Ausdruck gebracht ist. Muskelfasern waren an diesem Stadium noch nicht mit Sicherheit zu erkennen.

Ebenso wenig auf dem nächsten Stadium, von welchem Fig. 20 einen Längsschnitt darstellt. Dasselbe unterscheidet sich von dem vorigen principaliter wenig. Ausser einer allgemeinen Grössenzunahme der ganzen Finne können wir feststellen, dass die hohle Kopfanlage länger geworden ist und die bereits begonnenen Differenzirungen der Subcuticula etc. prägnanter hervortreten. Die feine Contour im Innenraum des Kopfzapfens giebt die Grenze an, bis zu welcher noch immer Cystengewebe vorhanden ist. HOFMANN hat in seinem Aufsätze über Wanderungen von Tänienembryonen ein ähnliches Stadium abgebildet, vergl. No. 7 seiner Zeichnungen, für welches er ein Alter von ca. 35 Tagen angiebt.

RAUM (1883) behauptet, die Anlage des Kopfzapfens erfolge immer schräg von der Blasenwand nach dem Innenraum der Blase zu, wie dies LEUCKART (1879—96) für *Cysticercus cellulosa* festgestellt hat. An den mir zur Verfügung stehenden Objecten habe ich mich nicht hiervon überzeugen können. Ehe ich die Präparate einbettete, habe ich dieselben in Xylol stets unter dem Präpariermikroskop untersucht und in jedem Falle festgestellt, dass die Kopfanlage sich fast senkrecht zur Blasenwand erhebt.

Zu der Bildung eines Receptaculum kommt es bei *Cysticercus fasciolaris* nicht, wie derselbe Autor bereits angegeben hat und wie ich nur bestätigen kann.

Der Sprung zu dem nun folgenden vorhandenen Entwicklungsstadium (Fig. 23) ist ein sehr grosser; es ist dies auch das letzte, bei welchem der Kopfzapfen noch nicht ausgestülpt ist. Dasselbe dürfte jedoch im Verein mit dem sagittal geschnittenen, bereits ausgestülpten jungen *Cysticercus* — Fig. 24 stellt einen solchen Sagittalschnitt dar — geeignet sein, über die Entstehung des Rostellums und seine ganze Auffassung einige Aufklärung zu geben.

BRAUN betont in BRONN's Classen und Ordnungen, dass unsere speciellen Kenntnisse über die Entwicklung der Cestoden eigentlich noch recht mangelhafte sind. Wir kennen zwar das Aussehen der Oncosphären sowie den Weg, welchen sie im Körper ihrer Wirthsthiere nehmen, für die eine Art genau, für die andere Art weniger genau; wir wissen auch in groben Umrissen, wie der Kopf der Finnen entsteht; über die genaue Entwicklung der einzelnen Organe derselben wissen wir jedoch

wenig oder nichts. Um so mehr ist es mit Freuden zu begrüßen, dass in letzter Zeit Untersuchungen in dieser Richtung vorgenommen sind. So hat GOLDSCHMIDT (1900) fast bis in alle Einzelheiten die Entwicklung des Echinococcusköpfchens verfolgt, über welche sich zwei Meinungen schroff gegenüber standen. Es gehört nicht hierher, zu untersuchen, ob LEUCKART (1879—86) oder MONIEZ (1880) Recht hat, ob das Echinococcusköpfchen „exogen“ oder „endogen“ entsteht. Ich will nur erwähnen, dass GOLDSCHMIDT bei seiner Untersuchung auch die Bildung des Rostellums genau eruiert hat. Dieselbe gestaltet sich nach diesem Autor, auf dessen entsprechende Abbildungen ich auch verweise, kurz wie folgt: Am Boden des Kopfzapfens bildet sich in der Mitte eine kegelförmige Erhebung durch Wucherung der bei den Echinococustochterblasen nach aussen von der Cuticula gelegenen Zellschicht. In  $\frac{2}{3}$  der Höhe dieses Kegels entsteht ein Ringwulst, der in dem Masse der Spitze des Kegels zuwächst, als sich der ganze Kegel deutlich von seiner Unterlage abgrenzt. Schliesslich wächst der Ringwulst, an dessen äusserer Seite die Haken in einer Falte ihren Ursprung nehmen, über der Erhebung zusammen, und die kegelförmige, ursprünglich aussen liegende Verdickung liegt im Innern des jungen Finnenkopfs. Sie bildet später das scharf von der Umgebung abgegrenzte Rostellarkissen. Der anfänglich noch zwischen Kissen und Wulst vorhandene Hohlraum verwächst. Das Rostellarpolster entsteht aus der Parenchymmusculatur, in dem dieselbe sich in bestimmter Weise anordnet.

Vergleichen wir nun fig. 10 der Abbildungen GOLDSCHMIDT's (1900) mit der vorliegenden Fig. 23, so sehen wir, dass beide analoge Stadien der Kopfentwicklung unseres Cysticercus und des Echinococcus darstellen. Bei jenem scheint also das Rostellum auf dieselbe Weise zu entstehen wie bei diesem. Das vorliegende Stadium der Mäusefinne ist zwar noch etwas zurück in seiner Entwicklung im Verhältniss zu dem von GOLDSCHMIDT in fig. 10 abgebildeten von Echinococcus; dennoch ist die Uebereinstimmung unverkennbar. Der Ringwulst (Fig. 24), an dessen äusserer Seite die embryonalen Haken in einer Falte liegen — äusserer und innerer Wurzelfortsatz haben sich noch nicht differenzirt — ist noch nicht vollkommen über dem Rostellum zusammen gewachsen. Man gelangt von aussen durch einen engen Canal in eine Höhle, deren Boden die vordere Fläche des Rostellarkissens bildet, welches in seinen Umrissen deutlich zu erkennen ist. Unter dem Kissen bemerkt man die Anlage des Muskelpolsters. Die spätern einzelnen Muskelschalen sind schon an der an dieser Stelle

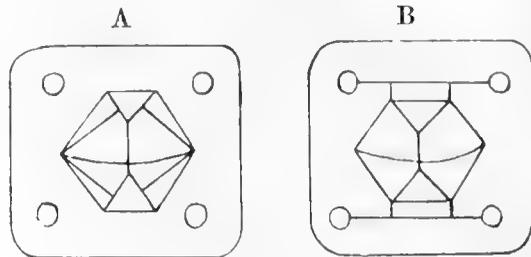
vorhandenen Streifung unverkennbar. Daneben erblickt man die angeschnittenen Wände der Saugnäpfe, die als Taschen angelegt werden, in deren Wand sich eine eigene Musculatur ausbildet.

Dass das Muskelpolster durch besondere Anordnung der Parenchymmusculatur, spec. Längsmusculatur gebildet wird, beweist uns noch deutlicher Fig. 24. Dieselbe stellt einen Sagittalschnitt durch einen sehr frühzeitig ausgestülpten Cysticercus dar. Durch irgend welche Umstände, vielleicht beim Abtöden, hat das Thier seinen Rostellarapparat in der extensivsten Weise, wie es wohl selten beobachtet wird, hervorgestreckt. Die Haken sind mit ihren Spitzen fast senkrecht nach hinten gerichtet. Das elastische Kissen, an dem man deutlich den Verlauf der Fasern in den Vertical- und Radiärlamellen sowie die Myoblasten derselben erkennen kann, bildet eine ganz flache, an den Rändern verdickte Scheibe, während das Polster sich so stark ausgedehnt hat, dass es an den Rändern ebenso dick erscheint wie in der Mitte. Man sieht zahlreiche Längsfasern aus dem Parenchym des Körpers in das Polster übertreten, und damit ist der Beweis über die Entstehung des Polsters erbracht. Die Lücke zwischen Kissen und Polster ist wohl ein Kunstproduct. Unterhalb des Polsters ist auch der Querschnitt der Nervenquercommissur sichtbar. Um eine Vorstellung von dem extensiven Hervorstrecken des Rostellums zu geben, füge ich noch hinzu, dass in den mehr seitlich gelegenen Schnitten des Objects die Saugnäpfe in der Höhe der Spitzen der Haken ihre Lage haben. Zwischen den Hauptexcretionscanälen des Körpers waren bei diesem Cysticercus noch keine Queranastomosen vorhanden.

Wir kommen nun zu der Schilderung des letzten mir zur Verfügung stehenden Objects, einer ganz jungen Finne, die erst kurze Zeit ausgestülpt sein musste, da der Finnenleib nur wenige Glieder zählte und auch noch keine dorsoventrale Abplattung aufwies, während die Blase ein recht ansehnliches Gebilde darstellte. Ich gewann diesen Cysticercus nebst 2 andern aus einer weissen Ratte; derselbe war von 3 ungleich entwickelten Individuen das jüngste und zeigte in der Anordnung der obern polygonalen Commissur eine Abweichung von dem gewöhnlichen Typus dieses Nervenrings, aus welchem Grunde ich nicht umhin konnte, diesem Object eine besondere Aufmerksamkeit zuzuwenden. Wegen der guten Erhaltung der Gewebe konnte ich auch noch verschiedenes Andere an demselben feststellen.

Der Verlauf und die Anordnung der Nerven in dem kurzen Körper gestaltete sich wie gewöhnlich. Es waren bereits Ringcommissuren in den Gliedern vorhanden. Das abweichende Verhalten der obern poly-

gonalen Commissur sollen uns die beiden nebenstehenden schematischen Zeichnungen erläutern. Fig. A stellt ein Schema der bis zur obern polygonalen Commissur vorhandenen Nervenverbindungen dar, wie man letztere gewöhnlich bei *Cysticercus fasciolaris* antrifft und zu welcher ich in Rücksicht auf die ausführliche Beschreibung in Theil I der Arbeit keine weitere Erklärung hinzufügen werde nöthig haben. Fig. B stellt das entsprechende Schema für das vorliegende, ab-



weichende Object dar (s. auch Fig. 25); wir sehen zunächst, dass die sehr feinen Verbindungen der grossen Seitenganglien mit den Gabelästen der dorsoventralen Commissur vollkommen fehlen. Die Gabeläste verbinden sich, was sonst nie der Fall ist, durch eine Commissur, laufen dann noch eine Strecke dorsal- resp. ventralwärts, um mit den Ganglien der Mediannerven in Connex zu treten. Letztere verbinden sich zwar unter einander durch einen der Commissur der Gabeläste parallelen Nervenstrang, treten aber nicht für sich nochmals mit den Seitenganglien in Verbindung. Von den medianen Ganglien gehen starke Aeste zu den Saugnäpfen. Das vorliegende Object war in Sublimat conservirt; die Nerven waren an ihrer braunen Farbe deutlich erkennbar; die Erhaltung der Gewebe war eine vorzügliche. Die Schnittrichtung war gut getroffen, so dass Fig. 25 aus nur 2 auf einander folgenden Schnitten combinirt werden konnte. Ein Fehler in der Construction der Commissur ist aus allen diesen Gründen vollkommen ausgeschlossen. Besonders deutlich waren auch in den Präparaten die Nervenzellen in den ganglionären Anschwellungen zu erkennen. Aus den Seitenganglien entsprangen bei diesem Object — es ist dies das einzige, von welchem ich bereits oben sprach — 2 Seitennerven und nicht einer, wie es gewöhnlich nach meinen Beobachtungen der Fall ist. Die so in der 8zahl nach Bildung der obern polygonalen Commissur vorhandenen Nerven endigten im Parenchym, ohne nochmals zu einem Rostellarring oder Apicalring zusammen zu treten.

Wie wir gesehen haben, sind bei der soeben beschriebenen jungen Finne einige Abweichungen betreffs des Nervensystems zu constatiren. In den übrigen Organsystemen ist mir nichts von der gewöhnlichen Anordnung Abweichendes aufgefallen. Da die beiden andern Finnen, welche ich aus derselben Ratte conservirte, betreffs ihrer Anatomie nichts Anormales aufwiesen, sonst meines Wissens auch in der Leber

von Ratten keine andere Finnesspecies vorkommt, ist es nach meinem Dafürhalten wohl ausgeschlossen, dass das vorliegende Object einer andern Species angehört. Da ich an authentischem Material den abweichenden Befund nicht controlliren konnte, ist mit demselben auch entwicklungsgeschichtlich nicht viel anzufangen. Immerhin wollte ich das Ganze nicht unerwähnt lassen.

In dem nur wenige Glieder umfassenden Körper dieser jungen Finne war die Musculatur, Quer- wie Längsmusculatur, noch sehr gering entwickelt. Von einer Ausstrahlung jener nach den Rändern zu war noch nichts zu bemerken, ein Umstand, der auch sehr erklärlich ist, da die Quermusculatur vor erfolgter Umstülpung noch keinen eigentlichen Zweck hat. Die 3 Seitennerven waren im Gegensatz hierzu deutlich vorhanden, nur lagen dieselben in grösserer Entfernung von einander, als dies bei ältern von mir untersuchten Finnen der Fall war. Es muss daraus mit Sicherheit geschlossen werden, dass sich die 3 lateralen Nerven unabhängig von einander aus dem Parenchym differenziren und nicht, wie STEUDENER für *Taenia crassicollis* angiebt, durch Abtrennung der beiden Nebennerven von dem ursprünglich nur allein vorhandenen Hauptnerven entstehen, indem sich Quermuskelfasern zwischen die Fibrillen des Hauptnerven schieben.

Zwischen den Hauptexcretionscanälen waren Queranastomosen an diesem Object ebenso wenig vorhanden wie an dem zuvor geschilderten. Die beiden Längscanäle einer jeden Seite hatten auch noch nicht ihre für die ausgebildete Finne und den Bandwurm typische Lage zu einander; sie lagen vielmehr in derselben Sagittalebene; ihre Lumina waren gleich weit. Im Uebrigen erwies sich das Excretionsgefässsystem schon so angelegt, wie wir es für die erwachsene Finne oben kennen gelernt haben. Es war bereits, wenn auch nicht so vielfach verzweigt, ein Gefässgürtel um das Rostellum, ein Gefässnetz unter dem Polster und um die Saugnäpfe vorhanden.

Das nächst grössere Stadium, welches ich untersuchte, war 1 cm lang; die Blase im Verhältniss zum Körper nicht mehr so ansehnlich; die Anatomie dieser Finne unterschied sich von der einer grossen in keiner Beziehung. Die innere Ausbildung der Organe hatte also bei diesem Stadium ihren Abschluss erreicht. Die weitere Entwicklung wird sich also nur in einer Grössenzunahme der Organe und damit des ganzen Thiers äussern.

### III. Die Umwandlung des *Cysticercus fasciolaris* in die *Taenia crassicollis*.

Unter der Ueberschrift: „In welchem Verhältniss stehen *Cysticercus fasciolaris* und *Taenia crassicollis* betreffs der Organisationshöhe ihrer Organsysteme?“ habe ich am Schluss des anatomischen Theils der Arbeit darauf hingewiesen, dass die Finne sich vom Bandwurm eigentlich nur durch das Fehlen der Geschlechtsorgane und das Vorhandensein einer Endblase unterscheidet. Nicht nur die Länge der Mäusefinne und das Vorhandensein eines bandwurmähnlichen, gegliederten Körpers zeichnet also dieselbe vor allen andern Tänienlarven aus; dadurch, dass bei der Finne die Nerven, Muskelfasern und Excretionsorgane genau so angeordnet sind in den einzelnen Gliedern wie bei dem dazu gehörigen Bandwurm, besteht auch eine innere Gleichheit zwischen beiden. Ich habe ferner vorn bereits darauf aufmerksam gemacht, dass durch das abweichende Verhalten der Muskeln, Nerven und Excretionscanäle beim Uebergang auf die Blase sich anatomisch genau die Stelle bezeichnen lässt, wo das Bandwurmähnliche des Individuums aufhört und das Finnenähnliche beginnt. A priori sollte man also annehmen, die Umwandlung der Finne in den Bandwurm vollzöge sich im Darm der Katze einfach dadurch, dass die Endblase zu Grunde geht und in dem präformirten Körper die Bildung von Geschlechtsorganen auftritt, wenn auch in anderer Richtung durch das Vorhandensein jener eigenthümlichen Hohlräume in den hintern Abschnitten des Körpers diesem Theil der Glieder ein gewisser Stempel des Unvollkommenen und Vergänglichlichen anhaftet.

Im historischen Rückblick der Arbeit ist von mir unter Angabe der betreffenden Stellen bei den einzelnen Autoren, theilweise durch Anführung von Citaten derselben eingehend dargelegt, dass sich betreffs der Umwandlung der Mäusefinne in den Katzenbandwurm zwei Ansichten schroff gegenüber stehen. Nach LEUCKART (1878, 1879—86) gehen im Darm der Katze sämtliche Glieder der Finne verloren; es giebt nach LEUCKART bei *Taenia crassicollis*, genau so wie bei andern Tänien, einen Zustand, in welchem der ganze Bandwurm nur durch den Scolex gebildet wird, aus welchem vollkommen neue Glieder mit Geschlechtsorganen sprossen sollen. Dieser Ansicht gegenüber stehen die Angaben von KÜCHENMEISTER (1852) und VALENCIENNES (1855); beide behaupten, nur die Blase gehe verloren, der gegliederte Körper der Finne bilde sich direct in den Bandwurm um, indem Sexual-

organe darin auftreten. Theoretisch spricht für die erste Ansicht das Vorkommen von Hohlräumen in der Gliederkette der Finne; für die letztere die vollkommene Uebereinstimmung des anatomischen Baues der Glieder des Bandwurms und seiner Larve. Sollte die Natur wirklich so viel Zeit und Material bei der Entwicklung der Mäusefinne verschwenden, um einen oft mehrere Hundert Glieder zählenden Körper entstehen zu lassen, damit derselbe im Darm der Katze einfach zwecklos abfällt? Doch ist es müssig, mit Hülfe derartiger, mehr oder weniger speculativer Ueberlegungen das vorliegende Problem lösen zu wollen. Um darüber Klarheit zu gewinnen, nahm ich meine Zuflucht zum Experiment. Auf Grund der Resultate von Fütterungsversuchen waren LEUCKART und KÜCHENMEISTER zu entgegengesetzten Ansichten gelangt. Jener hat allerdings unterlassen, den Verlauf seiner Versuche zu schildern, nur das Endresultat ist angegeben.

Ich beschloss also, an Katzen Finnen zu verfüttern, die Katzen in gewissen Zwischenräumen zu tödten und festzustellen, wie weit die Entwicklung der Bandwürmer fortgeschritten ist, speciell wie es sich mit den im Finnenleben bereits vorhandenen Gliedern verhält.

Nach LEUCKART (1856) erfolgt nach Verfütterung von Mäusefinnen an Katzen der Abgang reifer *Taenia crassicollis*-Proglottiden in 6 Wochen.

Um die Fütterungsversuche von vorn herein ganz einwandfrei zu gestalten, kam es in erster Linie darauf an, nur Katzen dazu zu verwenden, die sicher noch keinen Bandwurm besaßen. Da *Taenia crassicollis* im Allgemeinen bei Katzen häufig vorkommt, war es ausgeschlossen, ältere Thiere, die die Kunst des Mausens schon ausgeübt hatten, dazu zu verwenden, ganz abgesehen davon, dass man mit den Krallen und Zähnen derselben eventuell eine unliebsame Bekanntschaft gemacht hätte.

Nur ganz junge Katzen, die ausser der Muttermilch noch keine Nahrung zu sich genommen hatten, konnten in Betracht kommen. Es gelang mir nach langem Bemühen, eine alte Katze mit 3 ca. 3 Wochen alten Jungen sowie 2 junge, ca. 4 Wochen alte Kätzchen, welche die Mutter verloren hatten, zu erwerben. Sämmtliche Katzen wurden, jeder Wurf für sich, im Thierhaus des Instituts in einem geräumigen Drahtkäfig untergebracht und ausschliesslich mit Milch und Weissbrot gefüttert. Sie waren 13 resp. 14 Wochen alt, als die Fütterungsversuche an ihnen vorgenommen wurden.

Eine weitere Schwierigkeit lag bei der Anstellung der Versuche in der Beschaffung eines genügend grossen und frischen Finnenmaterials.

Nachdem ich Wochen lang vergeblich auf Finnen gefahndet hatte, kam mir eines Tags unerwartet der Zufall zu Hülfe, ohne welchen ich in so kurzer Zeit meine umfangreichen Versuche nicht hätte zu Ende führen können. Unter den weissen Mäusen, welche ich zur Erzielung junger Entwicklungsstadien von Finnen mit reifen Proglottiden der *Taenia crassicollis* fütterte, befanden sich auch 6, die ich aus dem Pathologischen Institut der Thierärztlichen Hochschule zu Hannover bezogen hatte. Als ich eines Tags eine von diesen tödtete — dieselbe hatte 37 Tage zuvor 5 reife Glieder des Katzenbandwurms verzehrt — fand ich in der Leber derselben zwar keine jungen Cysticercusstadien, die von der Fütterung herrührten, aber 5 sehr schöne, ca. 7 cm lange, ausgewachsene Exemplare von *Cysticercus fasciolaris*. Dieselben lagen unter der Serosa der Leber in bohnergrossen Cysten, die mit dem Parenchym nur noch wenig zusammenhingen. 3 weitere Mäuse, welche ich von derselben Zucht tödtete, lieferten 4, 3 resp. 2 Finnen von annähernd derselben Grösse. 2 Finnen gewann ich aus 2 Mäusen, die mir vom Hygienischen Institut der Universität freundlichst überlassen wurden; 1 Finne schliesslich fand sich in einer eingelieferten, todten Ratte. Auf diese Weise war es mir möglich, in bestimmten Zeiträumen im Ganzen 17 Finnen an 5 Katzen zu verfüttern <sup>1)</sup>.

Nachdem die Finnen durch vorsichtiges Anschneiden der Organcysten unter Kochsalzlösung von ihrer Hülle befreit waren, wurde zunächst ihre Länge bestimmt. Die Endblase wurde nicht mitgemessen. Wenn auch die Länge der Finne sehr von dem Contractionszustand des gegliederten Körpers abhängt, hielt ich die Feststellung derselben nicht für unwichtig. Die Verabreichung der Finnen an die jungen Katzen geschah dann sofort. Lässt man sich die Kiefer des Kätzchens durch einen Gehülfen öffnen und schiebt den *Cysticercus* mit einer Hornpincette vorsichtig auf den Zungengrund, so erfolgt sofort das Abschlucken des Bissens. Irgend welche Schwierigkeiten hatte ich bei dieser Art der Einverleibung nicht zu überwinden. Die Fütterung sämtlicher Katzen geschah meist um den Mittag herum, ebenso die Tödtung, so dass die angegebenen Zeiten immer volle Tage sind.

---

1) Bei dieser Gelegenheit möchte ich nicht unerwähnt lassen, dass die Mäuse, welche mit so vielen und grossen Finnen behaftet waren, sichtbare Krankheitssymptome nie zeigten, obwohl wegen des Vorhandenseins der grossen Cysten vom secernirenden Lebergewebe wenig übrig geblieben war.

Nach erfolgter Fütterung wurden die Katzen, deren Signalement zur Unterscheidung von einander genau aufgenommen war, in ihren Käfig zurückgebracht, wo sie bis zur Tödtung verblieben. Krankheitserscheinungen in Folge der Fütterungen — an eine Katze wurden 6 Finnen verfüttert — habe ich an diesen Katzen nicht beobachtet, ebenso wenig an andern, die ich zur Beschaffung von *Taenia crassicollis* zwecks Fütterung von Mäusen tödtete<sup>1)</sup>.

Nach diesen allgemeinen Bemerkungen gehe ich zur Beschreibung der einzelnen Versuche über, die ich der bessern Uebersichtlichkeit wegen nach einem bestimmten Schema zusammengestellt habe. Die Zahlen, welche ich über die Anzahl der Glieder der einzelnen Bandwürmer angebe, resultiren aus mehreren Zählungen. Sie machen zwar keinen Anspruch auf mathematische Genauigkeit, dürften jedoch bis auf eine Differenz von 10 stimmen. Die Zählung der kurz hinter dem Kopf gelegenen Glieder macht selbst unter dem Präparirmikroskop Schwierigkeiten.

Katze No. 1, ♂. Dieselbe erhielt:

	Finne	Bemerkungen
1) am 21./6.	7 cm lang	
2) „ 25./6.	3 „ „	
3) „ 28./6.	5 „ „	Diese Finne stammte aus einer Maus des Hygien. Instituts, hatte längere Zeit bis zu ihrer Verfütterung gelegen und war mit Galle imprägnirt.

Die Tödtung erfolgte am 1./7. Es fanden sich im Darm der Katze (ausser 15 Exemplaren von *Ascaris mystax*, theils ♀♀, theils ♂♂), 2 *Taenia crassicollis*:

- 1) 7,9 cm lang mit 167 Gliedern 10 Tage alt
- 2) 3,4 „ „ „ 152 „ 6 „ „

Der Bandwurm, der der Finne No. 3 hätte entsprechen müssen, war nicht vorhanden, auch nicht als Scolex.

Katze No. 2, ♀. Sie erhielt:

	Finne	Bemerkungen
1) am 21./6.	7 cm lang	
2) „ 25./6.	3 „ „	
3) „ 28./6.	5 „ „	
4) „ 6./7.	7 „ „	Die Finnen No. 4, 5 u. 6 wurden kurz nach einander der Katze einverleibt. Der Finne No. 5 hatte ich auf der einen Seite ihres Körpers am Rande mehrere Einschnitte mit der Scheere beigebracht.
5) „ 6./7.	8 <sup>1</sup> / <sub>2</sub> „ „	
6) „ 6./7.	9 „ „	

1) STILES (1894) berichtet von einer Katze, die 2 Tage nach dem Erbrechen einer *Taenia crassicollis* unter Erscheinungen einer Gastritis zu Grunde ging. Bei der Section fanden sich in der Katze noch 5 weitere Exemplare des Bandwurms.

Bei der Section am 8./7. fanden sich 6 *Taenia crassicollis*:

1)	15,5	cm lang	mit	214	Gliedern	17	Tage	alt
2)	7,8	„	„	153	„	13	„	„
3)	5,1	„	„	168	„	10	„	„
4)	3,6	„	„	110	„	2	„	„
5)	3,8	„	„	137	„	2	„	„
6)	5,4	„	„	215	„	2	„	„

No. 3 stark contrahirt, No. 6 besitzt an der einen Seite des Körpers mehrere strichförmige Narben.

Katze No. 3, ♂. Erhielt am 21./6. eine 4 cm lange Finne. Bei der Section am 27./6. fanden sich (ausser 4 Exemplaren von *Taenia cucumerina*, 1 ♂ und 4 ♀ von *Ascaris mystax*): 1 *Taenia crassicollis* 3 cm lang, mit 119 Gliedern, 6 Tage alt.

Katze No. 4, ♂, erhielt:

		Finne	Bemerkungen
1)	am 21./6.	7 cm lang	
2)	„ 25./6.	3,5 „ „	
3)	„ 28./6.	5 „ „	Durch den Körper dieser Finne hatte ich einen seidenen Faden 2mal durchgezogen und die Enden verknüpft.

Bei der Section am 2./7. waren (ausser 5 *Ascaris mystax*) 2 *Taenia crassicollis* vorhanden:

1)	5,5	cm lang	mit	110	Gliedern	11	Tage	alt
2)	4,2	„	„	118	„	7	„	„

Der der Finne No. 3 entsprechende Bandwurm fehlte; auch ein nur aus einem Scolex bestehendes Wesen war nicht zu finden.

Katze No. 5, ♂, erhielt:

		Finne	Bemerkungen
1)	am 21./6.	7 cm lang	
2)	„ 25./6.	2 „ „	
3)	„ 3./7.	5,5 „ „	No. 3 und 4 wurden kurze Zeit hinter einander von der Katze verschluckt.
4)	„ 3./7.	3 „ „	

Bei der Section am 6./7. fand ich 4 *Taenia crassicollis*:

1)	12	cm lang	mit	203	Gliedern	15	Tage	alt
2)	7,5	„	„	152	„	11	„	„
3)	4,2	„	„	136	„	3	„	„
4)	3,1	„	„	130	„	3	„	„

Wie man aus dieser Zusammenstellung ersieht, waren sämtliche Fütterungsversuche, bis auf 2, von Erfolg begleitet. Von den verfütterten 17 Finnen sind 15 zu Bandwürmern im Darm der Katzen geworden, 2 sind zu Grunde gegangen.

Diese beiden Finnen hatten längere Zeit vor ihrer Verfütterung gelegen, die eine war ausserdem stark mit Galle imprägnirt, der andern war durch das zweimalige Durchziehen eines seidenen Fadens eine mechanische Läsion des gegliederten Körpers zugefügt.

Die aufgefundenen Bandwürmer befanden sich ca. 15 cm hinter dem Pylorus, theils noch an der Schleimhaut festsitzend, theils lose im Darm, meist sämmtlich in derselben Region. In Kochsalzlösung gebracht, vollführten dieselben äusserst lebhaft Bewegungen, wie ich solche bei Finnen nie beobachtet habe.

Betreffs des nähern Aussehens möchte ich die gezüchteten Bandwürmer in 2 Gruppen trennen:

- 1) Bandwürmer, die 2, 3 und 6 Tage alt sind;
- 2) ältere Individuen, 10—17 Tage alt.

Die letztern sehen wie vollkommen ausgebildete Bandwürmer aus. Ihre Glieder nehmen von vorn nach hinten an Grösse zu; die hintern Glieder sind im Stande, sich stark in die Länge zu strecken, wie dies für reife Bandwurmglieder charakteristisch ist. An den 15 und 17 Tage alten Exemplaren kann man bereits den Uterus in der Mitte des Gliedes erkennen. Der hintere Rand des letzten Gliedes ist entweder gerade oder bildet einen flachen Bogen, dessen Scheitel kopfwärts gerichtet ist.

Die jüngern Stadien, 1—6 Tage alt, unterscheiden sich von den eben geschilderten durch folgende Merkmale:

Die hintern Glieder sind nicht so breit wie die in der Mitte gelegenen; der ganze Wurm verjüngt sich etwas nach hinten, wodurch man unwillkürlich an das Aussehen älterer Finnen erinnert wird. An dem letzten vollständigen Glied befinden sich noch 2 kleine Zipfel als Anhänge, oder es erscheint der ganze hintere Rand ausgefranzt. Eine grössere Extensionsfähigkeit der letzten Glieder ist bei diesen Stadien nicht vorhanden.

In der tabellarischen Zusammenstellung der Fütterungsergebnisse habe ich Angaben über die Zahl der Glieder bei den einzelnen Bandwürmern gemacht. Wenn nun auch, wie schon oben erwähnt, diese Angaben keinen Anspruch auf mathematische Genauigkeit machen, so lässt sich aus der Betrachtung der Zahlen im Grossen und Ganzen doch Verschiedenes schliessen. Wir fanden:

#### 1. Gruppe:

2 Tage alte Tänien hatten	110, 137, 215	Glieder
3 „ „ „ „	136, 130	„
6 „ „ „ „	152, 119	„
7 „ „ „ „	118	„

## 2. Gruppe:

10	Tage	alte	Tänien	hatten	167, 168	Glieder
11	„	„	„	„	110, 152	„
13	„	„	„	„	153	„
15	„	„	„	„	203	„
17	„	„	„	„	214	„

Zunächst fällt bei der Betrachtung dieser Zahlen auf, dass ganz junge Stadien, die von der Aufnahme der Finne in den Magen der Katze an gerechnet nur auf eine Entwicklungsdauer von 2 oder 3 Tagen zurückblicken, bereits eine so stattliche Anzahl Glieder aufweisen, im Mittel ca. 130; in einem extremen Fall besitzt eine 2 Tage alte Tänie bereits 215 Glieder; es ist dies der Bandwurm, welcher aus der mit Einschnitten versehenen Finne entstand.

Vergleicht man die Zahl der Glieder der jungen Tänie im Ganzen mit der der ältern Stadien, so findet man, dass bei letztern die Zahl der Glieder nicht im Verhältniss ihrer doch erheblich längern Entwicklungsdauer gewachsen ist.

Um mich genauer über die Entwicklungsstufe der Geschlechtsorgane bei den verschiedenen alten Bandwürmern zu orientiren, habe ich von allen Stadien die letzten Glieder in Flächenschnitte zerlegt und diese untersucht. Fig. 26—30 stellen solche Flächenschnitte durch die hintern Glieder einer 2, 3, 6, 10 und 17 Tage alten *Taenia crassicollis* dar. SCHMIDT (1888) hat in einer Arbeit „Beiträge zu der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden“ die Resultate seiner Untersuchungen über die Entstehung des Geschlechtsapparats bei *Bothriocephalus latus* und *Triaenophorus nodulosus* veröffentlicht und unter Bezugnahme auf die entsprechenden Arbeiten von SOMMER (1874) über *Taenia mediocanellata* und *Taenia solium* auch die Entwicklung des Geschlechtsapparats der Tänien gestreift. Dadurch, dass ich in jedem Falle in der Lage bin, sichere Angaben über das Alter der von mir untersuchten *Taenia crassicollis* zu machen, glaube ich SCHMIDT's Befunde durch die Angabe der Zeit, in welcher die Entwicklung vor sich geht, ergänzen zu können.

Verfolgen wir nun die Entwicklung der *T. crassicollis* in den verschiedenen Stadien!

Fig. 26 stellt einen Flächenschnitt durch die letzten Glieder eines 2 Tage alten Wurms dar. Betreffs des hintern Randes des letzten Gliedes kann man sich an diesem Schnitt überzeugen (es gilt dies für das hintere Ende sämtlicher *T. crassicollis*), dass jener vollkommen stumpf ist, dass die Nerven und Excretionscanäle bis an das Ende des

Wurms parallel laufen, um wie abgeschnitten unter der nicht ganz intacten Cuticula zu endigen. Dasselbe Bild würde sich darbieten, wenn man mehrere Glieder von einem Bandwurm rechtwinklig zur Längsaxe abschnitte und die abgeschnittenen Enden untersuchte. Von einem gemeinsamen Excretionsporus, wie er für manche junge Tänien, die noch keine geschlechtsreifen Glieder abgestossen haben, nachgewiesen ist, bemerkt man nichts. Geschlechtsorgane vermessen wir noch auf dem Schnitt. Doch scheint an dem Parenchym eine lebhaftere Veränderung vor sich zu gehen, wie die in der Mittelschicht des Körpers in auffallend grosser Zahl vorhandenen Kerne und Anhäufungen von Kalkkörperchen beweisen. Letztere fehlen in der Rindenschicht fast ganz. Ausserdem finden wir, was auf den Schnitten durch die folgenden Stadien nie mehr der Fall ist, jene scholligen Elemente (*sch*) in grösserer oder geringerer Anzahl wieder, die ich als eigenthümlichen, charakteristischen Befund der letzten vor der Endblase befindlichen Glieder des *Cysticercus fasciolaris* erwähnte.

Nach Ablauf von weitem 24 Stunden ist das Bild (Fig. 27) bereits ein anderes. Die Umformung des Parenchyms scheint ihren Abschluss gefunden zu haben. Lebhaftere Zelltheilung und Kernanhäufung finden wir localisirt auf das Centrum des hintern Abschnitts der Glieder, wo wir sonst die weiblichen Geschlechtsorgane zu sehen gewohnt sind.

Bei einer 6 Tage alten Tänie (Fig. 28) hat die Zellenanhäufung in den hintern Gliedern bereits eine bestimmte Form angenommen; Vagina und Vas deferens werden durch einen soliden Zellenstreifen dargestellt, an dessen proximalem Ende eine kuglige, ebenfalls solide Zellenanhäufung die Anlage des Ovariums u. s. w. markirt. Ich bemerke, dass die Anlagen der soeben genannten Theile des Geschlechtsapparats noch vollkommen indifferent sind. Man ist nur im Stande, diese an ihrer Lage und Gestalt als Vagina und Ovarium zu erkennen. Ein Hohlraum ist in der gemeinsamen Anlage von Scheide und Samenleiter noch nicht zu erkennen, ebenso wenig Eizellen und Ausführungswege an der des Eierstocks. Hodenbläschen sind auf diesem Stadium noch nicht zu bemerken; Begattungsorgane, auch Anlagen solcher, ebenfalls nicht.

Meine Befunde bestätigen die Angaben SCHMIDT's (1888), dass die leitenden und die keimbereitenden Theile des Geschlechtsapparats getrennt von einander, und zwar jene früher als diese entstehen, und dass beide erst später mit einander in Verbindung treten.

Mit 10 Tagen (Fig. 29) ist die Entwicklung des gesammten Geschlechtsapparats vollendet; Eierstock, Dotterstock, Schalendrüse,

Scheide, Hodenbläschen, Vas deferens und Begattungsorgane sind vollkommen ausgebildet und besitzen ihre endgültige Structur.

Ein Schnitt durch eins der letzten Glieder einer 17 Tage alten Tänie (Fig. 30) führt uns bereits einen ansehnlichen, mit Embryonen vollgepfropften Uterus, der sich durch das ganze Glied erstreckt, mit kleinen Seitenästen vor. Die übrigen Geschlechtsorgane sind noch sämtlich vorhanden; eine Rückbildung derselben ist auf diesem Stadium noch nicht eingetreten.

Was von mir bis jetzt angeführt ist, ist nichts als eine objective Darstellung der von mir bei meinen Fütterungsversuchen, die unter allen Vorsichtsmaassregeln vorgenommen sind, festgestellten Thatsachen. Schlüsse habe ich aus diesen Thatsachen noch nicht gezogen. Eins geht aus den Fütterungsversuchen schon mit Bestimmtheit hervor, dass die reifen Proglottiden, die nach LEUCKART 6 Wochen nach Verfütterung von Finnen von den Katzen entleert werden, bereits am 17. Tage nach der Einverleibung jener vorhanden sind.

Was lehren uns nun die angeführten Thatsachen in Bezug auf die Entscheidung unserer Generalfrage: Wird bei der Umwandlung von *Cysticercus fasciolaris* der bandwurmgleiche Leib abgestossen oder nicht?

Ehe ich auf diese Frage eine bestimmte Antwort gebe, möchte ich meine Feststellungen noch einmal kurz recapituliren. Durch die Fütterungsversuche ist festgestellt:

1) 2—6 Tage alte *Taenia crassicollis* haben in so fern Aehnlichkeit mit *Cysticercus fasciolaris*, als sich das hintere Körperende etwas verjüngt; die hintern Glieder sind schmaler als die in der Mitte gelegenen.

2) Bei Exemplaren dieses Alters befinden sich am hintern Rand des letzten Gliedes zipfelartige Anhänge, oder der ganze Rand erscheint wie ausgefrantzt; man hat den Eindruck, als ob hier etwas abgerissen wäre.

3) Bei 2 Tage alten Tänien finden sich im Parenchym dieselben Schollen, die sich in den letzten vor der Blase gelegenen Gliedern des *Cysticercus* befinden. In dem Parenchym scheint bei Tänien dieses Alters eine lebhaftere Veränderung, eine Art Umformung vor sich zu gehen.

4) Nerven und Excretionscanäle enden wie abgeschnitten am hintern Rande des letzten Gliedes.

5) Zwei Finnen, deren gegliederter Körper eine Läsion erlitten hatte, sind im Darm der Katzen nicht zu Bandwürmern geworden.

6) Ein 2 Tage alter Bandwurm, der aus einer am Rande ihres Körpers eingeschnittenen Finne gezüchtet war, wies an den entsprechenden Stellen Striche auf, welche die Narben der Schnitte darstellen.

7) Bandwürmer von 2 Tagen besitzen schon über 100 Glieder, in einem Falle 215.

8) Die Zahl der Glieder von Bandwürmern, die bis 6 Tage alt sind, hat sich bei 10—17 Tage alten Tänien nicht ihrer längern Entwicklungsdauer entsprechend vermehrt.

9) Bei 17 Tage alten Tänien sind die letzten Proglottiden bereits vollkommen reif. Der mit kleinen Seitenästen versehene Uterus enthält zahlreiche Oncosphären.

Auf Grund aller dieser Thatsachen behaupte ich im Gegensatz zu LEUCKART, dass es keinen Zustand in der Entwicklung der *Taenia crassicollis* aus dem *Cysticercus fasciolaris* giebt, in welchem der ganze Wurm nur durch den Scolex repräsentirt wird. Vielmehr wird der bereits im Finnenzustand bis auf das Fehlen der Geschlechtsorgane äusserlich und innerlich bandwurmgleiche Körper der Finne im Darm der Katze zum Bandwurmkörper; nur die Endblase, das einzige Finnen-ähnliche des *Cysticercus fasciolaris* geht zu Grunde. Ich will es dahingestellt sein lassen, ob nicht noch einige Glieder mit der Blase absterben, besonders wenn sie von den mehrfach erwähnten eigenartigen Hohlräumen durchsetzt sind. Im Wesentlichen werden jedoch alle Glieder mit in den Bandwurmkörper hinüber genommen.

Wenn dies nicht der Fall wäre, würden sich dann nach 2—3 Tagen noch die zipfelartigen Gebilde, welche ungemein an Reste der Endblase erinnern, am hintern Ende einer Kette von Gliedern befinden, die nach LEUCKART'S Ansicht aus dem Scolex allein in 2 Tagen entstanden wäre? Ist es überhaupt anzunehmen, dass durch einen noch so lebhaften Proliferationsprocess in 2 Tagen 215 Glieder entstehen können? Ich glaube diese Fragen mit Nein! beantworten zu müssen; alle von mir festgestellten Thatsachen sprechen dafür, dass die bis auf die Geschlechtsorgane vollkommen ausgebildeten Glieder der Finne sich einfach in Bandwurmglieder umwandeln; finden wir doch bei 2 Tage alten Tänien dieselben Schollen im Parenchym wieder, die wir bei *Cysticercus fasciolaris* in den letzten Gliedern kennen lernten. Nur auf diese Weise ist es auch erklärlich, dass in so kurzer Zeit so viele Glieder vorhanden sind, dass ferner die Zahl der Glieder bis 6 Tage alter Tänien im Durchschnitt nicht viel geringer ist als die 10—17 Tage alter. Die Entwicklung des Bandwurms äussert sich in der ersten

Zeit nach der Ansiedlung der Finne im Darm der Katze mehr durch Streckung und Breiterwerden der vorhandenen Glieder und Bildung von Geschlechtsorganen in diesen als in Bildung neuer Glieder. Vorauszugehen scheint allen diesen Vorgängen eine Umwandlung des Körperparenchyms, worauf die in der ganzen Mittelschicht liegenden Kernanhäufungen bei 2 Tage alten Tänien schliessen lassen.

Ganz besondere Beweise für meine von LEUCKART abweichende Behauptung finde ich auch noch in den negativen Resultaten bei Verfütterung der beiden am Körper ladirten Finnen. Wäre der gegliederte Körper so etwas Gleichgültiges, Nebensächliches an dem Scolex und ginge jener, obwohl er bereits einen hohen Grad von Entwicklung erreicht hat, immer im Darm der Katze zu Grunde, so müsste es auch gleichgültig sein, ob er eine kurze Zeit vorher verletzt ist oder nicht. Gerade dass aber diese beiden Finnen nicht nachzuweisen waren, beweist, dass das Intactsein des Körpers der Finne für die Entwicklung der *Taenia crassicollis* ebenso wichtig ist wie das des Scolex.

Ich glaube, dass alle vorurtheilsfreien Beurtheiler auch in Anbetracht der Autorität LEUCKART's den Beweis meiner Behauptung im Vorstehenden von mir als erbracht betrachten werden. Doch könnte immerhin noch ein besonders skeptisch veranlagter Kritiker seine Stimme erheben und behaupten, gegen meine Versuche und Schlussfolgerungen sei ja an sich nichts einzuwenden; es sei jedoch eine Lücke in der Beweisführung vorhanden, da ich unterlassen habe, das Schicksal der Finne während der ersten 48 Stunden zu verfolgen. Diese Lücke wird nun ausgefüllt durch die klaren und bestimmten Angaben KÜCHENMEISTER's, welche derselbe über seine exact durchgeführten Fütterungsversuche — jene berühmten ersten, welche den Zusammenhang zwischen Finnen und Bandwürmern feststellen — macht und welche von LEUCKART, obwohl dieselben Letzterm bekannt gewesen sein müssen, obwohl er das Gegentheil von KÜCHENMEISTER über die Entwicklung der *Taenia crassicollis* behauptet hat, mit keinem Worte erwähnt sind.

Ueber seine Fütterungsergebnisse berichtet KÜCHENMEISTER (1852) in der Prager Vierteljahrsschrift für praktische Heilkunde, V. 1, wie folgt:

#### 1. Versuch.

„Am 18. Juli erhielt Mittags 1 Uhr eine junge, 6wöchentliche Katze, die noch saugte, einen *Cysticercus fasciolaris* und wurde bei Milchkost eingesperrt. Am 19. Juli früh 9 Uhr (also 21 Stunden nach der Fütterung) Tödtung. Keine Spur von Schwanzblase oder Cyste im Darmcanal. Die junge Tänie, mehrere Zoll lang, ihr hinterstes Glied wie angefressen, mit Gewebsfetzen umkränzt.“

## 2. Versuch.

„Am 29. Juli erhielt eine junge, noch saugende Katze einen enthülsten *Cysticercus fasciolaris*, am 30. Juli einen zweiten, ganz zerissen und mit der Hakenpincette an seinem Halstheil absichtlich zerfetzt, des Hinterleibes beraubt. Nachdem ich Herrn Prof. PITHA die oben beschriebenen Entwicklungsstufen gezeigt hatte, wünschte derselbe sich noch an lebenden Katzen zu überzeugen, und ich tödtete deshalb in seiner Gegenwart diese Katze am 1. August. Herr Prof. PITHA wird mir bestätigen, dass ich vor der Section erklärte, ich würde, weil ich die zweite Finne zu sehr, zumal in der Halspartie gerupft habe, wohl nur eine Tanie finden, und da ich dieselbe aus ihrer Cyste ausgeschält hatte, erwartete ich dieselbe hoch oben im Darmcanal, nicht allzuweit vom Magen entfernt, indem es eine Regel zu sein scheint, dass die ausgehülsten, eher zu Tänien werdend, gleich oben im Dünndarm sich festsetzen, während die Finnen in der Cyste weiter im Speisecanal fortrücken und erst wenn sie endlich die Cyste durchbohrt haben, sich festsetzen. Ich fand eine mehrere Zoll lange, munter lebende Tanie im obersten Drittheil der Dünndärme.“

## 3. Versuch.

„Eine junge Katze (noch saugend) erhielt am 15. August Mittags 1 Uhr einen *Cysticercus fasciolaris* und wurde am selbigen Abend 7 Uhr getödtet. Die Cysten, in denen diese Finne wohnt, sind meist sehr dünnwandig, und auch hier platzte dieselbe und liess an kleinen Risstellen die Finne austreten, als ich der Katze die Finne auf die Zunge gelegt hatte. Schon nach 6 Stunden begegnete ich hier der *Taenia crassicollis* im obersten Drittheile des Darmcanals. Von der Schwanzblase und Umhüllungscyste fand ich keine Spur frei im Darmcanal. Wahrscheinlich war ein kleiner, halblinsengrosser, scheibenförmig runder und platter Anhang am letzten Gliede der Tanie das Residuum der Schwanzblase.“

## 4. Versuch.

„Eine junge Katze wurde mit einem *Cysticercus fasciolaris* gefüttert und 1<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunde nach der Fütterung geschlachtet. Auch hier war die dünne Cystenwand verletzt worden und ich fand deshalb schon nach dieser kurzen Frist die Finne zur Tanie geworden, 1 Zoll unterhalb des Pylorus im Duodenum. Die Schwanzblase selbst war nicht mehr erhalten, sondern statt ihrer zeigten sich 3 kleine, perlenähnliche Kügelchen.

Aus einer Vergleichung der verschiedenen Entwicklungsstufen scheint mit ziemlicher Gewissheit hervorzugehen, dass bei *Cysticercus fasciolaris* fast die ganze vorgefundene Länge der Finne, die Schwanzblase und ihre nächste Nähe ausgenommen, in das Tánienleben übergeht.“

So schrieb KÜCHENMEISTER vor 50 Jahren. Nach dem bereits Gesagten halte ich es für überflüssig, diesem Berichte noch irgend etwas hinzuzufügen. KÜCHENMEISTER's Versuche sprechen selbst für sich. Durch VALENCIENNES' Beobachtungen wird die Richtigkeit der Angaben jenes bestätigt. Wenn seine entsprechenden, in einer Sitzung der Pariser Akademie gemachten kurzen Bemerkungen auch nicht den exacten Beweisen KÜCHENMEISTER's in ihrem Werthe gleich zu schätzen sind, so verdienen sie jeden Falls als weitere Argumente für die Behauptung dieses Forschers durchaus Beachtung.

Ich gebe mich nun der Hoffnung hin, dass die unzutreffenden Angaben LEUCKART's über die Umwandlung der Mäusefinne in den Katzenbandwurm, die, durch nichts bewiesen, trotzdem in die gesamte Literatur übergegangen sind (vgl. die entsprechenden Angaben im historischen Rückblick), während man die Resultate der exacten, wiederholten Versuche KÜCHENMEISTER's negirte, nunmehr endlich und definitiv eine Berichtigung erfahren werden.

Die vorliegende Arbeit ist im Zoologischen Institut der Universität Giessen angefertigt. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, dem Leiter des Instituts, Herrn Prof. Dr. J. W. SPENGLER, für die Anregung zu der Arbeit, für die Ueberlassung des Materials sowie für das andauernde Interesse, welches er meinen Studien entgegenbrachte, und nicht zum Wenigsten für die Liebenswürdigkeit, mit der er meine ganze Arbeit, besonders die Beschaffung der Literatur erleichterte, meinen wärmsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Lehramtsassistenten Dr. BEUTLER danke ich für seine Unterstützung bei der Arbeit durch Anfertigung der Zeichnungen.

---

### Literaturverzeichnis.

---

- BLOCHMANN, F. (1892), Ueber SOMMER's sog. „plasmatische Längsgefäße“ bei *Taenia saginata* GÖZE und *Taenia solium* L., in: *Ctrbl. Bakt.* V. 12.
- BRAUN, M. (1894—1900), Cestodes, in: BRONN *Class. Ordn. Thierreich*, V. 4, 1894—1900.
- COHN, L. (1899), Untersuchungen über das centrale Nervensystem der Cestoden, in: *Zool. Jahrb.*, V. 12, *Anat.*, 1899.
- GOEZE, J. A. E. (1782), Versuch einer Naturgeschichte der Eingeweidewürmer thierischer Körper, 1782.
- GOLDSCHMIDT, R. (1900), Zur Entwicklungsgeschichte des Echinococcusköpfchens, in: *Zool. Jahrb.*, V. 13, *Anat.*, 1900.
- HOFMANN (1901), Einiges über die Wanderung von Tänienembryonen, in: *Berlin. thierärztl. Wochenschr.*, 1901, No. 36.
- KAHANE, Z. (1880), Anatomie von *Taenia perfoliata* als Beitrag zur Kenntniss der Cestoden, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 34.
- KÖHLER, EDM. (1894), der Klappenapparat in den Excretionsgefäßen der Tänien, *ibid.* V. 57.
- KÜCHENMEISTER, FR. (1852), Ueber die Umwandlung der Finnen in Bandwürmer, in: *Prag. Vierteljahrsschr. prakt. Heilk.*, V. 1, 1852.
- LEUCKART, R. (1855), Erziehung des *Cysticercus fasciolaris* aus den Eiern von *Taenia crassicolis*, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 6, 1855, p. 139.
- (1856), Die Blasenbandwürmer und ihre Entwicklung, Giessen 1856.
- (1878), *Archigetes Sieboldi*, eine geschlechtsreife Cestodenart, in: *Z. wiss. Zool.*, V. 30, Suppl. 1878.
- (1879—86), Die Parasiten des Menschen, 2. Aufl., V. 1, 1879—86.
- LOVELAND (1894), On the anatomy of *Taenia crassicolis*, in: *J. comp. Med. veter. Arch.*, Febr. 1894.
- LÜHE, M. (1894a), Beiträge zur Kenntniss des Rostellums und der Scolexmuskulatur der Tänien, *Vorl. Mittheil.*, in: *Zool. Anz.*, No. 453, 1894.
- (1894b), Zur Morphologie des Tänienscolex, *Inaug.-Dissert.* Königsberg, 1894.
- (1896), Zur Kenntniss der Muskulatur des Tänienkörpers, *Vorl. Mittheil.*, in: *Zool. Anz.*, No. 505, 1896.

- MONIEZ, R. (1880), Essai monographique sur les Cysticerques, in: Trav. Inst. zool. Lille, V. 3, fasc. 1, Paris 1880.
- NEUMANN, L. G. (1892), Traités des maladies parasitaires, Paris 1892.
- NIEMIEC, J. (1888), Untersuchungen über das Nervensystem der Cestoden, in: Arb. zool. Inst. Wien, V. 7.
- NITSCHKE, H. (1873), Untersuchungen über den Bau der Täniien, in: Z. wiss. Zool., V. 23.
- RAUM, JOH. (1883), Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Cysticerken, Inaug.-Dissert., Königsberg 1883.
- SLUITER, C. PH. (1895), De dierlijke Parasieten van den Mensch en van onze Huisdieren, 1895.
- SCHEIBEL, ALB. (1895), Der Bau der Taenia magna ABILG., Inaug.-Dissert., Giessen 1895.
- SCHMIDT, F. (1888), Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Geschlechtsorgane einiger Cestoden, in: Z. wiss. Zool., V. 46, 1888.
- VON SIEBOLD, C. TH. (1844), Parasiten, in: WAGNER, Handwörterbuch Physiol., 1844.
- (1850), Ueber den Generationswechsel der Cestoden nebst einer Revision der Gattung Tetrarhynchus, in: Z. wiss. Zool., V. 2, 1850.
- (1853), Ueber die Umwandlung des Cysticercus pisiformis in die Taenia serrata, *ibid.* V. 4.
- SOMMER, F. (1874), Ueber den Bau und die Entwicklung der Geschlechtsorgane von Taenia mediocanellata, *ibid.* V. 24, 1874.
- STEUDENER, FR. (1877), Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden, in: Abh. naturf. Ges. Halle, 1877.
- STILES, CH. W. (1893), Ueber die topograph. Anatomie des Gefäßsystems in der Familie der Täniaden, in: Ctrbl. Bakt., V. 13, 1893.
- (1894), Supplementary Note, in: LOVELAND, On the anatomy of Taenia crassicollis, s. LOVELAND.
- VALENCIENNES, A. (1855), in: CR. Acad. Sc. Paris, V. 40, 1855, p. 1003.
- VOGEL, LEONH. (1888), Ueber den Bau und die Entwicklung des Cysticercus fasciolaris, Inaug.-Dissert., Erlangen 1888.
- WAGENER, G. (1848), Enthelminth. Dissert. inaug., Berlin. 1848
- ZERNECKE (1895), Untersuchungen über den feinern Bau der Cestoden, in: Zool. Jahrb., V. 9, Anat., 1895.
- ZSCHOKKE, FR. (1888), Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes, 1888.



<i>rlm</i> Radiärlamellen	<i>sn</i> Saugnapf
<i>rm</i> Quermusculatur	<i>srm</i> subcuticulare Ringmusculatur
<i>sch</i> Schollen	<i>ut</i> Uterus
<i>sd</i> Schalendrüse	<i>vlm</i> Verticallamellen
<i>sf</i> subcuticulare Falte, die bei ein- gezogenem Rostellum die Spitze der Haken bedeckt	<i>vln</i> ventraler Längsnerv
<i>slm</i> subcuticulare Längsmusculatur	<i>z</i> Ringmuskel unter der structur- losen Membran des elastischen Kissens

## Tafel 37.

Fig. 1. Mittlerer Flächenschnitt durch hintere Glieder mit Endblase. 16 : 1.

Fig. 2. Theil eines Querschnitts durch ein unmittelbar vor der Endblase gelegenes Glied. 90 : 1.

Fig. 3. Flächenschnitt durch den Uebergang des Körpers in die Endblase. 50 : 1.

Fig. 4. Flächenschnitt durch einen Seitenrand zweier Glieder. 190 : 1.

Fig. 5. Querschnitt in der Höhe des Nervenkreuzes der oberen, polygonalen Nervencommissur. 55 : 1.

Fig. 6. Querschnitt durch die Vereinigung des lateralen und medialen Excretionsgefäßes der linken Körperhälfte; aus zwei auf einander folgenden Schnitten combinirt. 60 : 1.

Fig. 7. Flächenschnitt durch mehrere Glieder, welcher die Queranastomose der lateralen Excretionscanäle und die Hohlräume in den Gliedern zeigen soll. 30 : 1.

Fig. 8 wie Fig. 7 durch ein älteres Individuum. 30 : 1.

Fig. 9. Sagittalschnitt durch mehrere Glieder aus der Mitte des gegliederten Körpers. 30 : 1.

## Tafel 38.

Fig. 10. Flächenschnitt durch Gehirn und Quercommissur. 60 : 1.

Fig. 11. Sagittalschnitt durch die obere polygonale Nervencommissur und den Rostellarring. 60 : 1.

Fig. 12. Querschnitt durch die obere polygonale Nervencommissur, aus zwei auf einander folgenden Schnitten combinirt. 60 : 1.

Fig. 13. Querschnitt durch einen Theil des Rostellarrings. 60 : 1.

Fig. 14. " " " " " Apicalrings. 60 : 1.

Fig. 15. " " die Apicalnerven. 60 : 1.

Fig. 16. Flächenschnitt durch einen Kopf von *Taenia crassicollis* mit hervorgestülptem Rostellum; feinere Structur aus mehreren auf einander folgenden Schnitten combinirt. 60 : 1.

Fig. 17. Sagittalschnitt durch einen Kopf von *Cysticercus fasciolaris* mit eingezogenem Rostellum. 60 : 1.

Fig. 18 u. 19. Längsschnitte durch zwei auf einander folgende Entwicklungsstadien des Kopfzapfens. 135 : 1.

## Tafel 39.

- Fig. 20. Längsschnitt durch eine noch ältere Kopfanlage. 135 : 1.  
Fig. 21. Querschnitt durch das Rostellum in der Höhe der Haken.  
60 : 1.  
Fig. 22. Ein vergrößerter Sector von Fig. 21. 190 : 1.  
Fig. 23. Längsschnitt durch den Kopf einer noch nicht ausgestülpten Finne; aus mehreren benachbarten Schnitten combinirt. 95 : 1.  
Fig. 24. Sagittalschnitt durch den Kopf einer jungen ausgestülpten Finne. 95 : 1.  
Fig. 25. Querschnitt durch die obere polygonale Nervencommissur einer jungen Finne, aus 2 Schnitten combinirt. 90 : 1.  
Fig. 26. Flächenschnitt durch die beiden letzten Glieder einer *Taenia crassicollis* von 2 Tagen. 40 : 1.  
Fig. 27. Flächenschnitt durch eins der letzten Glieder einer *T. crassicollis* von 3 Tagen. 40 : 1.  
Fig. 28. Flächenschnitt durch mehrere der letzten Glieder einer *T. crassicollis* von 6 Tagen. 16 : 1.  
Fig. 29. Flächenschnitt durch eins der letzten Glieder einer *T. crassicollis* von 10 Tagen. 30 : 1.  
Fig. 30. Dsgl. von einer *T. crassicollis* von 17 Tagen. 30 : 1.
-

# Eine einseitige Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus* von ontogenetischem Standpunkt.

Ein Beitrag zur Kenntniss der Entwicklung der Schmetterlinge.

Von

Dr. Günther Enderlein.

---

Hierzu Tafel 40—42 und 4 Abbildungen im Text.

## Inhaltsverzeichnis.

Einleitung.

Morphologie der Saturniiden in der Puppe.

Material.

Methode der Untersuchung.

Das Nervensystem.

Darmapparat und Speicheldrüsen.

Sexualapparat des Weibchens.

Stigmen.

Das Tracheensystem.

Die Tracheen des Körpers.

Die Tracheen der Flügel.

Die Vorderflügel.

Radialer Vorderflügelstamm.

Medianer Vorderflügelstamm.

Hinterflügel.

Radialer Hinterflügelstamm.

Medianer Hinterflügelstamm.

Vergleichsmaterial.

*Sphinx pinastri* L.

*Harpyia vinula* L.

*Pieris brassicae* L.

*Aporia crataegi* ab. *karschi* n.

Rückblick und Discussion.

Die einseitige Hemmungsbildung von *Telea polyphemus* CRAMER 1775.

Adersystem.

Zusammenfassung der Hauptresultate.

Verzeichniss der Literatur.

Erklärung der Abbildungen.

Abnormitäten genetisch zu erklären, ist eine wenig dankbare und schwierige Aufgabe, da man in Folge der ungenügenden Kenntniss der normalen Entwicklung leicht geneigt ist, subjective Anschauung morphologischen Erfahrungen unterzuschieben, um nur eine, wenn auch ungenügende Erklärung zu finden. Wenn ich es trotzdem unternehme, mich auf so unsicheres Gebiet zu begeben, so lag es einerseits an dem Wunsch, an der Hand ontogenetischer Thatsachen durchzuführen, dass vorliegende Abnormität nicht den Entwicklungsgesetzen widerspricht, andererseits lag es aber auch an dem ausserordentlich interessanten und günstigen Object. Es handelt sich um eine rechtsseitige, wundervoll schön und in sich harmonisch ausgebildete Hemmungsbildung (Rückschlag) bei einem Weibchen des nordamerikanischen Spinners *Telea* (HÜBNER) *polyphemus* CRAMER 1775 (Fig. 1—3).

Von rein theoretischem Standpunkt aus zerfällt eine derartige Arbeit in zwei Abtheilungen: Betrachtung der „äussern Ursachen“, d. h. Ermittlung der directen Veranlassung zum Rückschlag von aussen her durch mechanische Factoren, wie Wärme, Kälte, elektrische und chemische Einwirkungen, Druck, Atrophie, Hypertrophie etc., und: Betrachtung der „innern Ursachen“, d. h. Ermittlung der ontogenetischen Vorgänge, die im causalen Zusammenhang mit den Abweichungen stehen. Die Einwirkung der äussern Ursachen auf den Organismus kann man sich nun in den verschiedensten Stadien der Ontogenie denken; verlegt man sie auf frühe Stadien, etwa in die Zeit des Befruchtungsvorgangs im Ei oder gar der Bildung des Eies, so rücken äussere und innere Ursachen immer näher an einander, bis sie schliesslich zusammenfallen; in diesem Falle bestände also die Feststellung der Ursachen in der Ermittlung der Natur der Anlagen im Ei (cf. WEISMANN), die natürlich in letzter Linie auch mechanischer Natur sind. Wenn auch ein Operiren mit diesen Factoren praktisch durchgeführt wird (Rassenzüchtung etc.), so ist uns jedoch eine Erkenntniss der dabei activen morphologischen (mechanischen) Vorgänge vor der Hand noch so gut wie verschlossen.

Die Betrachtung bloss der äussern Ursachen würde uns aber dem Verständniss der Wirkung keinen Schritt näher bringen, denn es könnte sich eben nur um eine Zusammenstellung rein mechanischer Einwirkungen auf die in sich feststehende Entwicklung des Individuums handeln, wie Wärme, Kälte, verschiedene Ernährung (Nahrungs- und Luftmangel), Elektrizität (ich weise für Experimente besonders auf Inductionsströme hin, die bisher, wie es scheint, noch nicht angewendet wurden), Kathodenstrahlen, Druck etc. Erkennen wir doch

gerade aus den Fortschritten der modernen Experimentalzoologie, dass die Reaction ontogenetischer Vorgänge auf die verschiedensten äussern Einflüsse häufig völlig gleich ist, züchtet man doch dieselbe stark abweichende Form eines Schmetterlings sowohl durch Kälte als auch durch Hitze, ja es entsteht sogar dieselbe Form bei anscheinend ganz normalen Verhältnissen im Freien und im Zuchtbehälter oder schliesslich gar einseitig an einem Individuum — halbseitige Aberration, Albinismus, Melanismus (cf. ENDERLEIN, 6) — wobei also die „äussern Ursachen“ unserer Beobachtung bisher noch entgangen sind. Gerade die Eiszuchten müssten uns deutlich gezeigt haben, wie wenig wir durch eine Kenntniss bloss der äussern mechanischen Ursachen einer Erklärung näher kommen. Diese liegt in der Erkenntniss der innern mechanischen Factoren, also zunächst auf rein morphologischem Gebiet. Die experimentelle Forschung bietet uns nur ein Mittel, die ontogenetischen Vorgänge zu variiren, d. h. also die Summe der sie zusammensetzenden (innern) mechanischen Kräfte durch äussere mechanische Kräfte zu beeinflussen, zu hemmen oder zu verändern, um so wenigstens durch Kenntniss ihrer Reactionen den Kräften selbst näher zu treten. Es werden durch sie durchaus keine neuen Formen erzeugt, denn es kann durch eine Einwirkung von aussen her keine bemerkenswerthe, sprungweise Wirkung auf die Phylogenie hervorgerufen werden, die Phylogenie ist eben nur das langsam fortschreitende Resultat einer Summirung; wir werden so nur phylogenetische Formen zu erwarten haben, die sich irgendwo in der Ontogenie noch finden. Es sind also Hemmungsbildungen, die wir als Rückschläge bezeichnen können, gleichgültig, ob wir dabei an eine Anlage in der Eizelle oder an eine spätere Beeinflussung der ontogenetischen Vorgänge denken. Hiermit soll aber nicht gesagt sein, dass alle Rückschläge wirklich als Species existirt haben, denn es lassen sich ja phylogenetisch jüngere und ältere componenten Factoren mannigfaltig combiniren.

Sollte es auch gelingen, vielleicht aus einem tropischen Falter eine Form unserer Fauna (oder umgekehrt) durch Temperaturveränderungen, Elektrizität oder irgend eine andere mechanische Einwirkung künstlich zu erzeugen, so wird uns die Kenntniss der äussern Ursachen doch keinen Aufschluss geben über die Vorgänge im lebenden Organismus. Für unsern Fall würde die Durchführung dieses Gedankens eine auf Experimente begründete Zusammenstellung aller Möglichkeiten einer künstlichen Erzeugung gleicher, einseitiger Rückschläge bedeuten. Versuche derart könnte man etwa durch Verstopfen

der Stigmen frischer Puppen auf einer Körperhälfte anstellen. Es wären dies interessante, doch für unsern Zweck unfruchtbare Versuche.

Es bleibt demnach nur die zweite Möglichkeit, eine Untersuchung der Ontogenie, und dies ist das eigentliche Gebiet, das uns den Ausblick auf die Möglichkeit einer Erkenntniss eröffnet. Wenn die hierfür nöthigen Arbeiten meine ursprünglichen Absichten bei weitem überschritten haben, so liegt es an der Thatsache, dass ich nach Durchsicht der Literatur zu keinem befriedigenden Resultat gelangte. Es knüpften sich nun hieran eine Reihe von Untersuchungen, die sich, da geeignetes Material nur im Frühjahr zu erhalten war, allerdings mit grossen Unterbrechungen durch 4 Jahre hindurch erstrecken, und vorliegende Arbeit ist der Auszug aus einer grossen Anzahl von Skizzen und Notizen, die sich im Laufe dieser Zeit angesammelt haben und die ich hiermit abschliessen will. Es machen so diese Untersuchungen keinen Anspruch darauf, eine vollständige Entwicklung, und sei es nur der Flügel der Saturniiden, zu geben, sie erstreckt sich vielmehr nur auf die Entwicklung der Flügel in der Puppe, vor allem der Entwicklung des Tracheensystems derselben, ohne jedoch die zum Verständniss unbedingt nothwendige Gesamtanatomie, besonders die Topographie des gesammten respiratorischen Apparats, und vergleichend-morphologische Untersuchungen und Betrachtungen in Hinsicht auf einige vergleichsweise herangezogenen andern Lepidopterenfamilien zu vernachlässigen. Manche interessante Resultate und Beobachtungen mussten dagegen fortgelassen werden, da sie ausserhalb des Zieles lagen.

Allen den Herren, die mich durch ihr Interesse und Anregung im Laufe der Arbeit unterstützten, besonders auch Herrn Prof. Dr. KARŠCH, der mir die Schätze seiner umfangreichen Privatbibliothek bereitwilligst zur Verfügung stellte, sage ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank, nahm doch noch mein hochverehrter Lehrer, der verstorbene Herr Geheime Rath Prof. Dr. LEUCKART, dessen ich auch hier in dankbarer Erinnerung gedenke, regen Antheil an den ersten Untersuchungen.

## Morphologie der Saturniiden in der Puppe.

### Material.

Als Untersuchungsobject eignete sich am besten die mit *Telega polyphemus* CRAMER nahe verwandte *Antheraea pernyi* GUÉRIN aus

Indien, von der lebende Puppen im Handel sehr leicht zu erlangen sind und die von Schmetterlingssammlern vielfach bei uns gezüchtet wird. Es ist daher ein allgemein bekanntes Thier und soll sich sogar an einigen Stellen des westlichen Süddeutschlands eingebürgert haben, sie würde demnach neuerdings unserer Fauna angehören. Die Untersuchungen erstreckten sich auch hauptsächlich auf Puppen und frisch geschlüpfte Falter dieser Species, doch wurden auch eine Anzahl von Puppen von *Saturnia pyri* L. untersucht. Zum Vergleich wurde die Entwicklung der Puppen von *Pieris brassicae* L., *Sphinx pinastri* L. und *Harpyia vinula* L. verfolgt.

#### Methode der Untersuchung.

Unüberwindliche Schwierigkeiten schienen sich Anfangs einem Stadium der Topographie des respiratorischen Systems der Puppe wie der Imago entgegenzustellen. Es wurden nämlich nach der allgemein üblichen Methode die Objecte unter Wasser präparirt, um so durch das Flottiren der zarten Gewebstheile die Untersuchung zu erleichtern, aber sowohl im Wasser als auch in physiologischer Kochsalzlösung zeigte es sich, dass sehr bald die Flüssigkeit in die Tracheen eindrang und dieselben unsichtbar machte. Feine Tracheenäste verschwanden oft augenblicklich, und es wurde häufig die Beobachtung gemacht, wie innerhalb weniger Augenblicke eine Trachee vom Ende nach der Basis zu sich mit Wasser füllte und die eben noch sichtbare Trachee selbst unter der Präparirlupe dem Auge nicht mehr erkenntlich war, selbst wenn der noch mit Luft gefüllte Theil bewegt wurde. Es lag auf der Hand, dass mit Hülfe einer derartigen Untersuchungsmethode keine Erfolge zu erhoffen waren, nimmt doch das blosses Freilegen eines beschränkten Theils der Tracheenzüge schon Stunden in Anspruch; ich vermute auch, dass gerade hierin der Grund zu suchen ist, dass SPULER (19) und Andern die etwas schwächern Costaladern entgangen sind, die auch sonst meist den Lepidopteren abgesprochen wurden (vgl. S. 586).

Durch eine Reihe von Versuchen stellte sich folgende Untersuchungsmethode als sehr geeignet heraus.

Das lebende Object wird auf eine Wachsplatte befestigt, und zwar so, dass die dorsale Seite nach oben zu liegen kommt. Dann öffnet man vorsichtig in der Mitte den Thorax und präparirt den Chitinpanzer desselben theilweise hinweg. Ebenso entfernt man zunächst etwas das obere Adiposum, ohne jedoch Tracheenäste zu verletzen. Durch einige kurze Nadeln wird die Lage gefestigt, indem

man vor und hinter den Flügeln den Thorax bis in die Wachsunterlage durchsticht und zugleich denselben vorsichtig etwas seitlich aus einander zieht. Dabei dürfen natürlich keine Nerven und Tracheen verletzt werden. Das Hauptgewicht ist auf das Herauspräpariren des gesammten Fettgewebes aus dem Thorax oder wenigstens aus einer Hälfte des Thorax zu legen, da dies der Schlüssel zur Freilegung des Tracheensystems ist. Ist dies gelungen, ohne Tracheen zu verletzen, so hat man gewonnenes Spiel, da dann auch der Zugang zu den übrigen Tracheen frei ist, besonders zu denen der Flügel. Diese Vorarbeiten sind allerdings, auch bei grössern Arten, sehr mühsam und zeitraubend und nehmen gewöhnlich schon Stunden in Anspruch. Wird kein wesentliches Organ irritirt, so verhält sich dabei die Puppe völlig ruhig, die verdunstende Wassermenge der Blutflüssigkeit ergänzt man von Zeit zu Zeit mit einem Tröpfchen verdünnter physiologischer Kochsalzlösung, doch ist dabei auch mit grosser Vorsicht zu verfahren, da bei zu starkem Zusatz sofort Flüssigkeit in die Tracheen eintritt und das Object zu einer Untersuchung, wenigstens theilweise, unbrauchbar wird. Es ist daher eher vortheilhaft, die Blutflüssigkeit nicht gar zu dünnflüssig zu erhalten. Die durch das unverletzte Rückengefäss nicht unterbrochene Blutcirculation erhält das Thier völlig am Leben. In einigen Fällen gelang es mir, bei gut geglückten Präparaten die Puppe noch für den nächsten Tag lebend und zur Fortsetzung der Untersuchung geeignet zu erhalten, indem Abends dieselbe mit feuchten Tüchern umlegt und überdeckt wurde. Verringert sich das Leben, so fallen meist die Tracheen oder Theile derselben zusammen, und die Untersuchung wird dadurch abgebrochen. Zu einer vollen Untersuchung der gesammten Respirationsorgane an einem lebenden Thier ist es daher vortheilhaft, früh am Tage damit zu beginnen, damit man möglichst bis zum Abend abgeschlossen hat.

Leichter und nur geringe Zeit in Anspruch nehmend ist dagegen eine Untersuchung der Tracheen in den Flügeln. Man umschneidet einfach die Ränder derselben mit einer feinen Scheere, fixirt die Puppe durch einige Nadeln und hebt die Flügel vom Körper ab, ohne jedoch die Flügelbasis zu verletzen. Die Hinterflügel liegen dann auf den Vorderflügeln, und nachdem man sich über ihren Aderverlauf orientirt hat, präparirt man sie hinweg. Die nun frei auf der Flügelscheide der Puppe liegenden Vorderflügelanlagen bieten ein günstiges Object zur Orientirung. Auch kann man die Adern durch Freilegen der Flügelbasis und schwaches vorsichtiges Ziehen meistens bis zu ihrem Ursprung aus den gemeinsamen Stämmen verfolgen, was SPULER (19)

versäumt und so die genetische Zusammengehörigkeit der verschiedenen Tracheenläufe nicht klargestellt hat. — Diese vereinfachte Untersuchungsmethode ist natürlich im Vergleich zu der ersten ziemlich roh, die Puppe wird meist durch den hierbei verursachten starken Blutverlust lebhaft, doch ist sie zur Untersuchung des Aderverlaufs in den Flügeln selbst brauchbar und einfach. Bei der ersten Methode ist dagegen der Blutverlust ziemlich gering, er beschränkt sich nur auf die ersten Schnitte bei dem Oeffnen und ist wohl auch da zu vermeiden.

Eine Conservirung der verhältnissmässig mühsam erhaltenen Präparate ist im Allgemeinen nicht möglich. Den Verlauf der Adern im Vorderflügel zu fixiren, gelang mir in einigen Fällen durch Eintrocknen auf der Flügelscheide der Puppe. Die Blutflüssigkeit wurde durch vorsichtiges Abtupfen mit Fliesspapier zwischen den Adern und an der Flügelbasis mit den wichtigen Aderinsertionen entfernt. Es trocknete so der Flügel gewissermaassen auf der Flügelscheide ein, während der Turgor der Adern durch die lebende Puppe erhalten wurde. Nach völligem Eintrocknen konnte dann der Flügel vom Körper losgetrennt werden, ohne dass noch ein Verschwinden der feinen Adern eintrat.

Eine Untersuchung des Geäders der Imago ist meist mit voller Sicherheit nur durch Entschuppen der Flügel zu ermöglichen, wenigstens ist ein Entfernen der Schuppen am Vorderrande der Vorderflügel, an dem sich eine Anzahl von Adern dicht drängen, und an der Flügelbasis nothwendig, doch erreicht man auch durch Tränken des Flügels mit Xylol, das weniger schnell verdunstet als Benzol oder Benzin, eine starke Aufhellung, die in den meisten Fällen zur Erkennung der hauptsächlichsten Adern genügt.

Bevor ich auf das Tracheensystem selbst eingehe, schicke ich in kurzen Worten einen Ueberblick über die Morphologie derjenigen Organe voraus, die zu einem allgemeinen Verständniss mit in Berücksichtigung kommen und zu einer Orientirung des respiratorischen Apparats nothwendig sind.

#### Das Nervensystem.

Die Ganglienkette der Puppe besteht aus 11 Ganglienpaaren, und zwar aus dem ziemlich grossen obern Schlundganglion (Fig. 10 *OSg*), dem kleinern untern Schlundganglion (*USg*), den 3 Thorakalganglien (*G<sub>I</sub>—G<sub>III</sub>*) und 6 Abdominalganglien (*G<sub>1</sub>—G<sub>6</sub>*). Auf die 10 Abdominalsegmente vertheilen sich also 6 Ganglienpaare; sie werden mit

Sauerstoff von je 2 Aesten versorgt, die von einer hinter je einem Ganglion unter dem Nerven verlaufenden trachealen Quercommissur ausgehen, mit Ausnahme des ersten (Fig. 4). Dieses und die 3 Thorakalganglien werden auf jeder Seite von einem Tracheenast versorgt. Das untere Schlundganglion erhält 2 Aestchen von einer über dem Nervenstrang liegenden Quercommissur, während das obere Schlundganglion (Fig. 4) jederseits durch 2 Aeste mit Sauerstoff versehen wird, die sich im Endpunkt berühren und mit dem Lumen verwachsen. Es entsteht so eine Endverbindung zweier Aeste ganz verschiedenen Ursprungs, und erst von hier aus vertheilt sich ein vielfach verzweigtes System einer grossen Anzahl feiner Capillaren über die ganze Oberfläche des obern Schlundganglions. Sämmtliche Ganglienpaare sind übrigens in der Mittellinie verwachsen, am stärksten die beiden Ganglien des letzten Abdominalganglions.

Im Uebrigen verweise ich auf die Arbeiten von BRANDT und PETERSEN (14) und erwähne nur noch, dass bei einem wahrscheinlich spätern Puppenstadium das untere Schlundganglion (*USg*) dem 1. Thorakalganglion (*G<sub>I</sub>*) sehr genähert war, so dass nur noch sehr kurze Nervencommissuren sich fanden; ebenso das 3. Thorakalganglion (*G<sub>III</sub>*) und das 1. Abdominalganglion (*G<sub>I</sub>*). Nach den citirten Autoren ist bei den Imagines der Lepidopteren die Anzahl der Ganglienknotten durch Verschmelzung reducirt.

#### Darmapparat und Speicheldrüsen.

Nach der Verpuppung der Larve bilden sich direct von den Stigmen aus eine grosse Anzahl von Tracheen, die sämmtlich an dem dicken, wurstförmigen Raupendarm enden. Oeffnet man eine Puppe im geeigneten Stadium, so sieht man diese Tracheen bei weitem vorherrschen, sie füllen strahlenförmig den ganzen Hinterleib aus (Fig. 4); es wird dabei die Hauptthätigkeit des gesammten Organismus auf die Vernichtung des Raupendarms und die Neubildung des definitiven Schmetterlingsdarms concentrirt. Erst viel später, nachdem diese Veränderungen vor sich gegangen sind, entwickeln sich die noch gering ausgebildeten Sexualorgane. Die morphologischen Veränderungen des Darms machen sich zunächst durch Schrumpfen des dicken, fast den ganzen Körperhohlraum ausfüllenden Darms bemerkbar, und zwar beginnt der Process besonders vorn und hinten.

Die Wandungen werden morsch und bröcklig, falten sich harmonikaartig zusammen und bilden schliesslich ein annähernd kugliges Gebilde im vordern Theil des Abdomens, das immer mehr reducirt wird. Zu

gleicher Zeit zieht sich der Oesophagus von vorn und der Dünndarm von hinten lang aus, und zwar letzterer stärker, so dass sich einige Windungen bilden. Die Anfangs weit hinten im Raupendarm am vordern Ende des Dünndarms mündenden MALPIGHI'schen Gefässe, deren jederseits 3 vorhanden sind, werden so mit nach dem vordern Theil des Abdomens gebracht. Sie sind auf beiden Seiten so angeordnet, dass zwei sich vereinigen, die Vereinigung beider mündet in das dritte, und erst diese Vereinigung mündet in den Darm. Der Mastdarm ist kurz und endet vorn in einen nur sehr kurz nach vorn gewölbten Blinddarm. — Gegen Ende der Neubildung des Darms verschwinden die Tracheenbündel nach dem Darm zu allmählich immer mehr, und nun erst wendet sich die Hauptthätigkeit des Organismus der Ausbildung der Geschlechtsorgane zu. Dieses Stadium ist bei unsern Thieren mehrere Wochen vor dem Ausschlüpfen. Die bekannte Thatsache, dass durch Wärme in der Natur oder künstlich frühzeitig zum Schlüpfen veranlasste Falter geschlechtlich sehr minderwerthig entwickelt, meist zur Fortpflanzung sogar ungeeignet sind, erklärt sich also damit, dass die erst in der letzten Zeit von dem normalen Zeitpunkt des Schlüpfens sich zur vollen Reife entfaltenden Sexualorgane noch nicht den zur Fortpflanzungsfähigkeit nöthigen Entwicklungsgrad erreicht haben.

Die Speicheldrüsen sind 2 dünne, lange und gewundene Schläuche, die dicht neben dem Schlundganglion über den letztern versorgenden Tracheenästen, aber unterhalb der starken prothorakalen Tracheencommissur (vgl. S. 582), sich den Mundtheilen zuwenden.

### Sexualapparat des Weibchens.

Durch Bevorzugung der Untersuchung grösserer Exemplare handelte es sich im Verlauf vorliegender Arbeit meistentheils um weibliche Individuen. Da erst kürzlich die verdienstvolle Arbeit von PETERSEN (14) dieses Thema eingehend behandelt, schliesse ich hieran nur ein Skizze der weiblichen Sexualorgane (Textfigur A, s. umstehend). Sie entwickeln sich, wie schon oben erwähnt, erst sehr spät zur völligen Reife und haben daher wenig Einfluss auf die Entwicklung des gesammten Tracheensystems, besonders des Adersystems der Flügel.

### Stigmen.

Beim Betrachten unserer Puppe von aussen fallen zunächst die Abdominalstigmen in die Augen (Fig. 14). Es sind 7 Paare, die sich auf das 2. bis 8. Abdominalsegment vertheilen. Das 9. Abdominal-

segment weist nur ein schwaches Rudiment eines Stigmas in Form eines Eindrucks auf. Das 1. wie das letzte (10.) Segment sind ohne Stigmen. Das 4. bis 8. Paar liegt in der Laterallinie des Puppen-

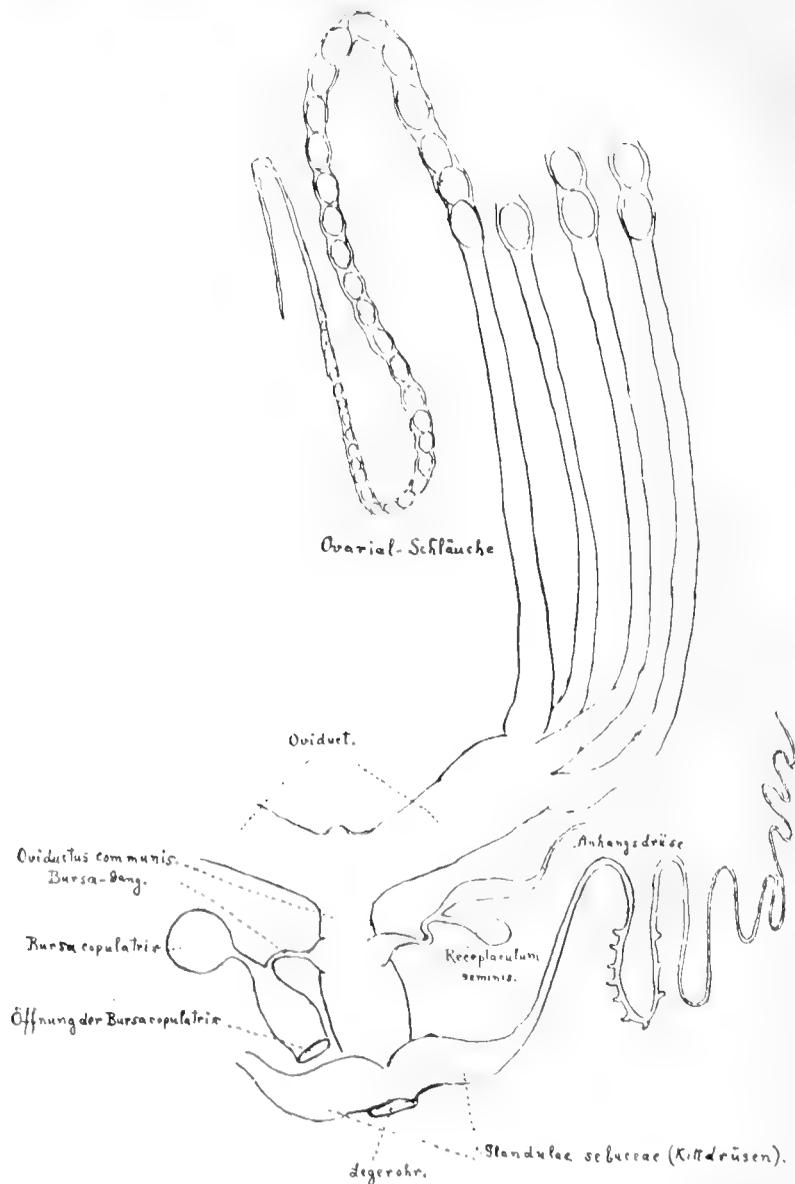


Fig. A.

körpers, während das 2. und 3. Paar durch die Anlagen der Flügel, die über die ersten 4 Abdominalsegmente hinweg dem Körper angelegt sind, etwas nach der dorsalen Seite gedrängt erscheinen. Das Stigma des 8. Abdominalsegments ist zwar ausgebildet, doch geschlossen. Der breite Mesothorax, der lateral in die Anlagen der Vorderflügel übergeht, und der schmale Metathorax, seitlich in die Hinterflügelanlagen verlaufend, ist, wie bei allen Lepidopteren, ohne Stigmen.

Die Vorderflügel erstrecken sich bis fast an den Hinterrand des 4. Segments, während die Hinterflügel als schmaler Streifen äusserlich bis an den Hinterrand der Vorderflügel sichtbar sind, wo sie dann von diesen überdeckt werden. Dicht über ihnen liegen die Stigmen des 2. und 3. Abdominalsegments.

In der Laterallinie des Prothorax an der Berührungsstelle von Prothorax, Fühler und Vorderflügelanlage liegt jederseits noch ein weiteres Stigma, das Prothorakalstigma. Es ist bei unsern Thieren am stärksten ausgebildet und hat zweifellos eine grosse Bedeutung für die Luftzufuhr während des Puppenlebens. Sind es doch ausser den starken Lateralstämmen noch 5 stärkere Tracheenstämmen, die jederseits durch sie mit der atmosphärischen Luft in Verbindung stehen. Augenscheinlich nimmt die Bedeutung und Oeffnungsweite der Stigmen bei den einzelnen Abdominalstigmen nach hinten zu ab.

### Das Tracheensystem.

#### Die Tracheen des Körpers.

An der Hand eines mittlern Stadiums der Puppenentwicklung, wie sie gewöhnlich Ende April sich findet, will ich jetzt das Tracheensystem der Puppe von *Antheraea pernyi* GUÉRIN analysiren und verweise dabei auf die Figg. 4 und 10, für das Tracheensystem der Flügel auf Fig. 5 und 6.

In Fig. 4 ist das Tracheensystem der rechten Seite von Kopf, Thorax und den 3 ersten Abdominalsegmenten, von oben betrachtet, dargestellt. Es sind hierbei die Flügel seitlich aus einander gelegt zu denken, doch fanden sie nicht in ihrer ganzen Länge Platz auf dieser Tafel, weshalb Fig. 5 und 6 als Ergänzungen zu dieser Abbildung zu betrachten sind. Das übrige Abdomen ist schematisch aus Fig. 10 ersichtlich.

Wie bei den meisten Insecten ziehen sich auch bei unsern Schmetterlingen in allen Stadien 2 seitliche Längsstämme, *Lateralstämme* (Fig. 4 u. 10 *l*), durch fast den ganzen Körper (je ein Lateralstamm auf jeder Seite des Körpers). Sie repräsentiren die beiden Hauptstämme und stellen eine Verbindung der Stigmen einer Körperseite unter einander dar. Von ihnen zweigen sich sämtliche übrigen Tracheenäste des ganzen Insects ab, und zwar meist an oder in der Nähe von Stigmen oder an Stellen, an denen sich vermuthlich Stigmen befunden haben, resp. an denen sich nach Analogie solche finden könnten. Doch treten durch eine ausserordentlich reichhaltige und

complicirte Verzweigung, auch durch Verwachsungen symmetrisch liegender Aeste (Commissuren) starke Verschiebungen ein.

Ausser den lateralen Hauptstämmen entsendet das Prothorakalstigma (Fig. 4 *pst*) noch 5 starke Stämme, von denen sich 2 in der Hauptsache dem Kopf zuwenden.

Seitlich innen, ziemlich tief nach unten gedrückt, entspringt dem Prothorakalstigma (*pst*) der Cerebralstamm (Fig. 4 *cer*), ein ziemlich schwacher Tracheenstamm, der sich nach Abzweigung zweier feiner Aestchen als vorderer Ast nach dem oberer Schlundganglion (*vog*) zu wendet und sich hier in feine Capillaren auflöst, welche die Matrix des Ganglions durchsetzen. Dicht an der Berührung mit dem Ganglion vereinigt sich dieser Tracheenast mit einem Ast des später zu besprechenden Cephalothorakalstamms, dem hintern Ast nach dem obern Schlundganglion (*hog*).

Vor und über dem Cerebralstamm inserirt ein stärkerer Stamm, der durch Verwachsung mit dem entsprechenden der linken Körperhälfte eine Quercommissur bildet, die Prothorakalcommissur (*pc*). Sie verläuft in hohem Bogen über die Leibeshöhle und entsendet in der Mitte 2 Aeste nach hinten zu, die sich in der Medianlinie mit je einem der beiden noch zu besprechenden Mesothorakalcommissuren vereinigen, und 2 Stämme nach vorn, die Kopfstämme (Fig. 4 *k*). Nach einer ziemlich weiten Umbiegung nach hinten gabeln diese sich in 2 Aeste, von denen der eine Ast sich nach den Mundtheilen (Fig. 4 *or*), der andere nach der Antenne (Fig. 4 u. 11) wendet und in derselben auf seiner ganzen Länge eine Anzahl sich wieder mehrfach gabelnder Aeste nach der Aussenseite zu abgiebt. Ausserdem versorgt die Prothorakalcommissur den vordern dorsalen Fettkörper durch 2 seitliche feine Aestchen.

Der Cephalothorakalstamm (Fig. 4 *cth*), ein sehr starker Tracheenstamm, ist augenscheinlich aus der Verwachsung mehrerer Stämme hervorgegangen. Nicht weit von der Mündung spaltet sich ein starker Stamm ab, der sich dem Kopf zuwendet und zunächst einen schwächern Ast absendet, der mit dem entsprechenden der linken Seite verwachsen ist und so eine Tracheencommissur bildet, die Commissur des untern Schlundganglions (Fig. 4 *eng*). Sie entsendet 2 feine, sich auf der Matrix des untern Schlundganglions in Capillaren auflösende Aestchen. — Nach Abgabe zweier feiner Aestchen nach dem 1. Fuss wendet sich dieser starke Stamm in die Antenne (Fig. 4 *f* und Fig. 11 *f*), wo er sich in mehrere lang gestreckte Aeste theilt, deren innerster in gleichen Abständen eine Anzahl von sich

nicht wieder gabelnden Capillaren nach innen zu ziemlich senkrecht abzweigt (Fig. 11). Nach unten zu geht vom Cephalothorakalstamm ein feiner Ast (Fig. 4 *ag<sub>I</sub>*) nach dem 1. Thorakalganglion (Fig. 4 *GI*), der eine Reihe von Capillarbündeln der ventralen Brustmusculatur zukommen lässt. Endlich der hintere Theil des Cephalothorakalstammes zertheilt sich in 3 Aeste, deren vorderster in das Mesothorakalbein (*p<sub>2</sub>*) mündet, ohne jedoch vor der Mündung Capillaren abzugeben, und deren hinterste beiden Aeste sich in Capillaren auflösen, welche die ventrale Brustmusculatur mit Sauerstoff versorgen. Im Fuss selbst spaltet sich der vordere Ast in 3 lang gestreckte Aeste, die etwa in halber Länge des Fusses sich wieder zerspalten.

Nach aussen und der dorsalen Seite zu verläuft der Stamm der Mesothorakalcommissur (Fig. 4 *smc*). Er entsendet in seinem proximalen Theil zahlreiche Capillaren, die in der dorsalen Brustmusculatur enden, und zerspaltet sich schliesslich in 2 feine, dorsale, über einander liegende Commissuren, die Mesothorakalcommissuren (Fig. 4 *mc<sub>1</sub>* u. *mc<sub>2</sub>*), die in der Mitte sich mit den nach hinten entsendeten Längsästen der Prothorakalcommissur vereinigen. Zuweilen kommt es vor, dass die eine der beiden Commissuren obliterirt, es findet sich dann nur eine stärkere Mesothorakalcommissur. Vielleicht ist dies auch die Folge einer Verwachsung.

Schliesslich mündet noch im Prothorakalstigma ein mehr ventral gedrückter Stamm, der, nach aussen zu gerichtet, in seiner Hauptsache den vordern Theil des Vorderflügels (*vfl*) mit Luft versorgt, der radiale Vorderflügelstamm (Fig. 4 *rv*), den ich nach der Hauptader seines Adersystems, dem Radius, benenne. Er spaltet nach innen einen lang gestreckten Ast ab, der sich dem 3. Bein (Metathorakalfuss) *p<sub>3</sub>* zuwendet (*ap<sub>3</sub>*), und nach vorn einen schwächern Ast nach der Musculatur, der mit dem übrigen Theil des radialen Vorderflügelstammes durch eine weit gebogene Commissur wieder in Verbindung tritt. Der die Flügeladern bildende Theil wird in einem besondern Capitel besprochen werden.

Die Strecke des Lateralstamms zwischen dem Prothorakalstigma und dem nächsten Stigma, dem Stigma des 2. Abdominalsegments, läuft durch 5 Segmente und trägt dem entsprechend eine Reihe von wichtigen Tracheenästen. Sein Lauf ist nicht gerade, sondern in der Mitte stark wellenförmig gewunden (Fig. 4 *l*). Auf der Innenseite sind die Aeste nach dem 2. und 3. Thorakalganglion (*ag<sub>II</sub>* u. *ag<sub>III</sub>*) und dem 1. und 2. Abdominalganglion (*ag<sub>1</sub>* u. *ag<sub>2</sub>*) zu erwähnen. Sie geben eine Reihe von Capillarbündeln nach der ventralen

Musculatur ab und verzweigen sich dendritenartig auf der Matrix der Ganglien. Auf der Aussenseite, in der Mitte der Strecke zwischen Prothorakalstigma und Stigma des 2. Abdominalsegments inseriren auf gemeinsamer Basis der mediane Vorderflügelstamm (Fig. 4 *mv*), benannt nach der Hauptader seines Adersystems der Media, der die hintere Partie des Vorderflügels mit Sauerstoff versorgt, und der radiale Hinterflügelstamm (Fig. 4 *rh*), dessen Aeste sich in der vordern Partie des Hinterflügels vertheilen. Beide spalten je einen schwächern Ast nach der ventralen Musculatur ab, ersterer einige Aestchen nach dem dorsalen Adiposum und der Flügelmusculatur.

Das Stigma des 2. Abdominalsegments (Fig. 4 *st<sub>2</sub>*) liefert den medianen Hinterflügelstamm (Fig. 4 *mh*) und, wie alle übrigen Abdominalstigmen (Fig. 10 *st<sub>3</sub>—st<sub>8</sub>*), ein dichtes Bündel lang gestreckter feiner Aeste nach dem Darm sowie nach dem Fettkörper, der Musculatur und nach den Ganglien. Ebenso wird von den Abdominalstigmen den Sexualorganen Sauerstoff zugeführt.

Von den Veränderungen des Tracheensystems ist vor allem das Erscheinen und spätere Verschwinden der äusserst zahlreichen, lang gestreckten Tracheenäste nach dem Darm hervorzuheben. Es hat diese Thatsache ihre Erklärung darin zu suchen, dass die Reduction des Raupendarms und die Neubildung des Falterdarms einen sehr intensiven Stoffwechsel erfordert, der durch die Bildung dieser Tracheen eingeleitet wird.

Nicht geringes Interesse beansprucht die Thatsache, dass sich vielfach Tracheenverbindungen (Commissuren) zwischen Tracheenstämmen und Aesten der linken und rechten Körperhälfte finden. Sie dienen augenscheinlich zur Sicherung einer gleichmässigen Lufternährung des ganzen Organismus. Wird an irgend einer Stelle durch Verstopfen eines Stigmas, durch Druck oder durch eine sonstige mechanische Einwirkung die Luftcirculation unterbrochen, so dienen jene Commissuren zur sofortigen Herstellung des Gleichgewichts. Die zum Theil zarten Canäle dürften sich dann bald stark entwickeln und so eine wichtige Rolle übernehmen.

### Die Tracheen der Flügel.

Schon SEMPER (17) erkennt 1857 die hervorragende Wichtigkeit der Tracheen bei der Bildung der Flügelrippen. Er schreibt p. 330: „Die Richtung und der Verlauf der Rippen richtet sich aber nicht, wie es scheinen könnte, nach derjenigen der eingeschlossenen Nerven, sondern vielmehr nach dem Verlauf der Tracheen, welche wenigstens

die Hauptzüge der spätern Rippen schon andeuten, wenn von letztern noch keine Spur zu sehen ist.“

Da die Resultate meiner Beobachtungen der Aderentwicklung an der lebenden Schmetterlingspuppe in einigen Punkten von den Beobachtungen der meisten Autoren differiren, wende ich mich direct zur Anführung der beobachteten Thatsachen, indem ich die Besprechung früherer Arbeiten dabei einfüge resp. später anschliesse. Ich bediene mich bei Benennung der Flügeladern dabei der Nomenclatur von COMSTOCK u. NEEDHAM (5), die zuerst in umfangreichem Maasstab eine vergleichende Morphologie der Flügeladern der Insecten auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Vorgänge in der Puppe durchgeführt und die Bezeichnung im Wesentlichen REDTENBACHER (15) entlehnt haben. Allerdings berücksichtigen sie, wie auch SPULER (19), die Organisation des Tracheencomplexes des innern Insectenkörpers nicht und verfolgen nur theilweise die Adern etwas tiefer in den Körper, während SPULER ausschliesslich die Adern in den Flügeln selbst in Betracht zieht. Zu einem Verständniss der genetischen Zusammengehörigkeit der einzelnen Adern ist jedoch ein Vordringen bis in den Körper hinein unerlässlich, wie es ja auch schon das vorhergehende Capitel gezeigt hat, das so auf die folgenden Zeilen vorbereitet.

Wie schon erwähnt, zerfallen die Adern sowohl des Vorder-, als auch des Hinterflügels genetisch in zwei Systeme, in die Aeste des radialen und des medianen Flügeltracheenstamms, die beide in ihrer Bildung nichts gemeinsam haben. Dem radialen Flügelstamm entspringen: Costa, Subcosta und Radius, zum medianen Flügelstamm gehören dagegen: Media, Cubitus, die Anal- und die Axillaradern; letztere Bezeichnung führe ich dabei ein, um die morphologisch verschiedenartigen als Analadern zusammengefassten Adern besser zu charakterisiren. Die Aeste der frühern Analis zerfallen also demnach in Aeste der Analis und der Axillaris.

Alle Aeste des Flügels senden in einem nicht zu späten Puppenstadium eine grosse Anzahl von kurzen Capillartracheen aus, wie Fig. 12 bei einer Puppe von *Sphinx pinastri* L. veranschaulicht, die später wieder verschwinden, aber bei Bildung von Gabelästen eine grosse Rolle spielen. SPULER (19) nennt sie Nebentracheen und bildet sie von *Laverna vanella* ab (Fig. 31).

## Die Vorderflügel.

## Radialer Vorderflügelstamm.

Der dem Prothorakalstigma entspringende radiale Vorderflügelstamm (Fig. 4 *rv*) spaltet sich eine Strecke innerhalb von der Flügelbasis in 3 Aeste. Die in allen Fällen deutliche Costa (Fig. 4 u. 5 *c*) schmiegt sich dicht dem Vorderrand an und lässt sich meist, bei jüngern Puppen immer, bis an die Flügelspitze verfolgen. Zwar ist dieses Luftgefäß meist zart und dünner als die übrigen beiden Aeste des radialen Vorderflügelstamms (zuweilen jedoch auch der stärkste derselben, vgl. unten), und da sich der weiche Flügelrand leicht etwas umlegt und so die Trachea verbirgt, drückt oder verletzt, so ist es nicht zu verwundern, dass ihre Existenz von den meisten Autoren geleugnet wird; auch SPULER (19) hat sie nicht gesehen, er zählt die Subcosta als Ast I. BRAUER u. REDTENBACHER (4) und nach ihnen ERICH HAASE (8) halten sie für eine Randverstärkung ohne vorhergehende Tracheenbildung. Erst COMSTOCK u. NEEDHAM (5) bringen ihre Existenz durch vergleichende Untersuchungen zur Geltung, trotzdem schon 1870 der scharfe Beobachter SPEYER (18) dieselbe in einer scheinbar gänzlich übersehenen Notiz mit aller Sicherheit constatirte. Er schreibt in der Stettiner entomologischen Zeitschr. 1870, p. 205: „Die im Vorderrande der Vorderflügel selbst verlaufende Ader, die Costa der Neuropterologen, fehlt nicht etwa bei den Schmetterlingen, wie man aus ihrer völligen Ignorirung seitens der Lepidopterologen schliessen sollte, sondern ist bei einer grossen Zahl von Heteroceren, ganz wie bei den Phryganiden deutlich ausgebildet, mit sehr schönem Lumen, zuweilen die stärkste Ader des ganzen Flügels.“ Auch ich habe sie in gewissen Stadien bei Heteroceren als stärksten Tracheenast des Flügels gesehen, z. B. bei *Sphinx pinastri* L. (Fig. 15), aber auch immer, wenn auch schwächer, bei Rhopaloceren, worauf ich noch später, bei kurzer Besprechung einiges Vergleichsmaterials, noch näher zu sprechen kommen werde. — Wie schon bei der Angabe der Untersuchungsmethoden hervorgehoben wurde, wird bei einer Präparation unter Wasser die Luft aus den feinern Tracheenästen sehr bald verdrängt, und dieselben entziehen sich dann völlig der Beobachtung; so verschwindet auch die Costa unter Wasser zuweilen fast momentan.

Stärker und dem eindringenden Wasser resp. auch Blut viel mehr Widerstand bietend ist die Subcosta (Fig. 4 u. 5 *c*). Sie ist ungegabelt, wie bei allen Schmetterlingen, so auch bei den meisten In-

secten (die Costa ist wohl stets ungegabelt) und liegt der Costa auch schon im Puppenflügel stark genähert.

Der stärkste der 3 Aeste ist der Radius (Fig. 4 u. 5 r). Schon in frühen Stadien ist er bei unsern Saturniiden 4ästig. Die Gabelung findet sich in der äussern Flügelhälfte. Der hintere Ast der ersten Gabelung liegt zunächst noch dem übrigen Radius dicht an und erstreckt sich nicht sehr weit, etwa bis zur Hälfte der Entfernung bis zum Flügelrand, erreicht aber diesen nicht. Der vordere Ast gabelt sich bald wieder, der Vorderast dieser 2. Gabel erstreckt sich bis an den Aussenrand der Flügelspitze, ebenso der hintere Ast nach einer abermaligen Gabelung. Da auch später in dieser Anordnung keinerlei Aenderung stattfindet, will ich schon hier auf eine Betrachtung der morphologischen Bedeutung dieser 4 Radialäste eingehen. Nach den Untersuchungen von COMSTOCK u. NEEDHAM (5) kann man auf Grund vergleichender Studien als Schema der Radialgabelung 5 Aeste annehmen, die sich in mannigfaltiger Anordnung gruppieren und auch selbst wieder in eine mehr oder minder grosse Anzahl Gabeln zerspalten, aber auch durch Ausfallen von Gabeln theilweise reduciren können. Dem entsprechend wäre hier zu erörtern, ob die hinter dem Vorderast (*r*<sub>1</sub>) gelegenen beiden Gabeläste aus je einer Gabel reducirt zu denken sind und folglich der nach hinten gerichtete innerste Ast als accessorischer Ast aufzuführen ist, oder ob die Gabel den einfachen Aesten des Schemas (oder wenigstens einer davon und der andere einer Gabelung) und der einfache Hinterast somit der reducirten Gabel aus Ast 4 und 5 des Radius entspricht (oder wenigstens Ast 5). GROTE (7) entscheidet diese Frage in jenem Sinne, so dass also der hintere einfache Ast als accessorischer Ast aufzufassen wäre. Veranlasst dazu wird er meines Erachtens durch seine Abbildungen des Flügelgeäders von *Actias selene* L. und *Attacus atlas* L., bei welchen er am 2. (3.) Radialast ein sehr kurzes Aestchen nach dem Vorderrand zu abgiebt. Ich untersuchte zum Vergleich das gesammte Material von *Actias selene* L. und *Actias luna* L. des Kgl. Zoologischen Museums zu Berlin mit Hülfe von Aufhellung durch Xylol, konnte dasselbe jedoch bei keinem Stück constatiren, ebenso fand ich es bei *Attacus atlas* L. nur bei einem Exemplar angedeutet, während es allerdings bei den vorhandenen 3 Exemplaren von *Attacus edwardsi* WHITE in Form eines sehr kurzen und zarten Aestchens deutlich zu sehen war. Ob in diesem Aestchen nun wirklich das Rudiment eines der 5 „Normaläste“ zu erblicken ist, kann man ohne genetische Untersuchungen nicht klarlegen; doch das ist sicher, es gehört nicht dem

normalen Geäder an. Mir scheint es wahrscheinlicher, dass dieses Aestchen ein nur in Folge der grossen Annäherung des Radius an den Vorderrand aus dem Puppenleben von den zahlreichen Capillarästen (Nebentracheen) erhalten gebliebener accessorischer Ast ist. Dafür spräche auch, dass dieses kleine Gabelästchen immer nur dann sich fand oder angedeutet war, wenn sich der Radialast sehr dem Vorderrand genähert hatte. Doch mag dies auch trotzdem anders sein — der folgende Ast ist stets einfach, und so bleibt doch für den letzten Ast des Radius, der nicht den Aussenrand erreicht, auf alle Fälle immer noch mindestens der Ast 5 übrig. Früher wurde er für die Basis der sich im Imaginalstadium ihm anschliessenden beiden vordern Aeste der Media angesehen, später scheint er völlig unbeachtet geblieben zu sein. Zieht man nun Gattungen zum Vergleich hinzu, bei denen sämtliche 5 Aeste des Radius wohl entwickelt sind, wie z. B. die Gattung *Brahmea* (Brahmeide), die man als Saturniide mit 5ästigem Radius ansehen kann, ferner greife ich noch heraus: Nymphaliden: *Heliconius*, *Acraea*, *Colaenis*, *Atella*; Danaiden: *Amauris*; Lithosiiden: *Setina*, *Calligenia*, *Gnophria*; Arctiiden: *Nemeophila*; Lipariden: *Psilura*, *Porthesia*, *Dasychira*; Notodontiden: *Stauropus*, *Pygaera*; Noctuiden: *Agrotis*, *Gortyna*, *Leucania*, *Caradrina*; Geometriden: *Ortholitha* etc., so findet sich die Thatsache, dass die Gabel der vordern beiden Aeste der Media sich dem Radius ohne Einfügung eines Stieles anlegt, wie z. B. Textfigur B schematisch demonstrirt. Wenigstens ist es nie ein Stiel, der vom Radius aus gebildet worden ist. Zuweilen findet sich nämlich, dass der sich von der Cubitalader aus abspaltende, später noch genauer zu besprechende, die Mittelzelle abschliessende Querast (*q*) [Schlussast] über

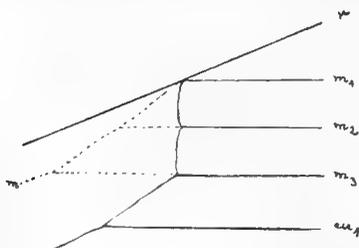


Fig. B.

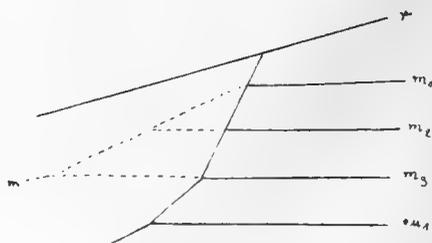


Fig. C.

den vordern Ast der Mediana hinausgeht und nach aussen zu spitz in den Radius mündet (schematisch in Textfigur C), wie es z. B. bei der Gattung *Agraulis* der Fall ist — man erkennt diese Fälle leicht daran, dass der Ast dann den Radius nach aussen zu spitz trifft und

sich nach ihm zu verjüngt, zuweilen ihn auch gar nicht erreicht — oder aber der vordere Ast der Media ( $m_1$ ) legt sich innerhalb der Querader  $q$  dem Radius an und bildet so selbst den Stiel (schematisch in Textfigur D), wie es sich z. B. bei *Ornithoptera*, *Papilio* findet, was auch Fig. 21 bei *Pieris brassicae* L. ersichtlich ist, bei der allerdings der Radius 4ästig ist (hierüber ausführlich S. 591 u. 592). Bei der Imago hat man einen Anhalt dabei an den concaven Linien der

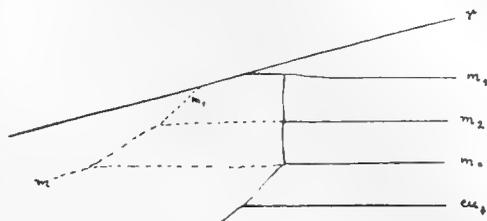


Fig. D.

Mittelzelle, die meist als Rudimente der Media und der Basis ihrer 3 (resp. 2) Aeste deutlich zu bemerken sind. An der Hand dieser Thatsachen erscheint es mir als zweifellos, dass der erwähnte Ast mindestens den morphologischen Werth des 5. Radialastes besitzt. Ob nun noch der 4. Radialast in ihm zu suchen ist oder nicht, das vermag ich nicht mit Sicherheit klarzulegen, doch entscheide ich mich, da ich mich zum Zwecke weiterer Ausführung eben entscheiden muss, wenn auch nicht ohne eine gewisse oben entwickelte Begründung (S. 587), dazu, dass er dem Ast 4 und 5 des Radius entspricht. Die Nomenclatur der 4 Radialäste wäre somit, von vorn nach hinten gezählt, folgende:  $r_1$ ,  $r_2$ ,  $r_3$  und  $r_{4+5}$ .

Dicht hinter der Basis des Radius stülpt sich der gemeinsame Tracheenstamm in ein kurzes Trachealsäckchen (Fig. 4 u. 5) aus, das am Ende eine Anzahl sehr feiner und kurzer Capillaren trägt; morphologisch mag dasselbe vielleicht einer reducirten oder nicht ausgebildeten Ader entsprechen, besonders bei Vergleich mit der grössern Aderanzahl des medianen Vorderflügelstamms; über seine physiologische Bedeutung vermag ich keine Angaben zu machen.

Wie schon früher erwähnt, zweigt sich am radialen Vorderflügelstamm von der Basis ein Ast nach der dorsalen Seite des Prothorakalsegments ab, der dann vor dem Ende durch eine gebogene Commissur wieder mit dem Tracheenstamm verbunden ist. Möglicher Weise könnte man in ihm morphologisch den Rest einer entwicklungsgeschichtlich nur verschwindend gering angelegten dorsalen Prothorakalextrimität erblicken; physiologisch vertritt er die Stelle einer Sicherheitsleitung für die Lufternährung des Flügels, da an dieser Stelle die Umbiegung des Flügels der Puppe liegt und so leicht ein mechanischer Druck die Luftzufuhr unterbrechen kann.

An derselben Stelle finden sich am radialen Vorderflügelstamm

noch einige schwache und kurze Aestchen, die jedoch den Flügel nicht erreichen.

Nach diesen Erörterungen wende ich mich nun dem zweiten der beiden Adersysteme des Vorderflügels zu.

### Medianer Vorderflügelstamm.

Wie schon aus einem frühern Capitel ersichtlich, entspringt der mediane Vorderflügelstamm (*mv*) gemeinschaftlich mit dem radialen Hinterflügelstamm (*rh*) der Mitte des zwischen Prothorakalstigma und 1. Abdominalstigma (des 2. Abdominalsegments) gelegenen Theils des Lateralstamms, der an dieser Stelle eine dem Luftdruck der Strömungsrichtung entsprechende Windung ausführt.

In gleicher Weise, wie der radiale Vorderflügelstamm mit dem vordern, nicht dem Flügel angehörenden Aste, so ist auch der mediane Vorderflügelstamm (*mv*) mit dem radialen Vorderflügelstamm durch eine gebogene Commissur, die Vorderflügelcommissur, verbunden, die eine gleichmässige Durchlüftung des Flügels sichert, selbst wenn etwa das Prothorakalstigma dauernd durch einen festen Körper oder vorübergehend durch eine Flüssigkeit oder sonst irgend wie verstopft sein sollte. Sie inserirt beim radialen Vorderflügelstamm dicht innerhalb der Basis der Flügeläste, beim medianen Vorderflügelstamm innerhalb der Basis der 3 Hauptäste (Media, Cubitus und Analis) und ist zwar physiologisch, wie eben entwickelt wurde, sehr wichtig, morphologisch von secundärem Werth, durch Verwachsung zweier Aeste entstanden zu denken.

Der mediane Vorderflügelstamm (Fig. 4 u. 5 *mv*) zerspaltet sich eine nicht unbeträchtliche Strecke vor der Flügelwurzel in die eben erwähnten 3 Hauptäste: Media (*m*), Cubitus (*cu*) und Analis (*a*). Die Media gabelt sich etwa in der Mitte des Flügels, der vordere Ast darauf nochmals; sämmtliche 3 Aeste (*m<sub>1</sub>*, *m<sub>2</sub>*, *m<sub>3</sub>*) in frühern Puppenstadien gerade nach dem Aussenrand. Das in Fig. 5 demonstrierte Stadium ist schon aus einer spätern Epoche des Puppenlebens, indem nämlich der 1. Ast der Media (*m<sub>1</sub>*) sich schon dem Radialast *r<sub>4+5</sub>* durch eine Windung genähert und ebenso dieser sich unserm Aste zugewendet hat, was im frühern Zustand noch nicht der Fall ist. — Ebenfalls etwa in der Mitte des Flügels gabelt sich der folgende Ast, der Cubitus (*cu*), in 2 Aeste (*cu<sub>1</sub>* und *cu<sub>2</sub>*), die jedoch in gleichem Entwicklungsstadium ohne weitere Gabelung (oder Queraderbildung) geraden Wegs den Aussenrand erreichen (wie in Fig. 5, edoch ohne die beiden Queradern von *cu<sub>1</sub>*). Auch die Analis (*a*)

ist 2ästig, doch gabelt sie sich schon an der Flügelwurzel ( $a_1$  u.  $a_2$ ). Von diesen Adern ziemlich isolirt, eine merkliche Strecke innerhalb der Basis der 3 Hauptäste (Hauptadern) entspringen nun noch dicht neben einander 2 dünne Tracheenäste, die Axillaradern. Die 1. Axillaris ( $ax_1$ ) ist einfach und erreicht den Aussenrand an der hintersten Ecke, die 2. Axillaris ( $ax_2$ ) ist in demselben frühern Entwicklungsstadium innerhalb des Flügels 3gablig; die 3 sehr dünnen Aestchen wenden sich dem Hinterrand des Flügels zu. Es gehört demnach die nach vorn zu gerichtete Gabelung ( $q_2$ ) der 2. Axillaris in Fig. 5 einem spätern Stadium an. Innerhalb des Ursprungs der beiden Axillaradern inseriren an dem medianen Vorderflügelstamm noch 2 weitere sehr feine Aestchen, die, genetisch zwar gleichwerthig, jedoch dem Flügel sich nicht zuwenden.

Wir haben also gesehen, der Flügel wird im vorliegenden Stadium durchzogen von 2 Systemen von Luftcanälen, die völlig verschiedenen Bildungsstätten angehören, und die, nur durch eine in noch frühern Stadien wahrscheinlich noch nicht vorhandene schwache Commissur verbunden, keinerlei Gemeinschaft mit einander haben. Wie entsteht nun hieraus das geschlossene Adernetz des Flügels der Imago? In einem etwas spätern Stadium zeigt uns dies Fig. 5. Der hintere Radialast  $r_{4+5}$  nähert sich im Laufe der Entwicklung immer mehr dem 1. Ast der Media und dieser wieder an seiner Basis durch eine knieartige Windung dem Radialast. Zu gleicher Zeit entwickeln sich vom 1. Cubitalast ( $cu_1$ ) 2 feine Gabelästchen, die Anfangs dem Cubitalast  $cu_1$  dicht anliegen, wie es z. B. Fig. 16 bei *Sphinx pinastri* L. zeigt, wo sich allerdings nur 1 Gabelästchen bildet. Erst später werden sie etwas stärker, das eine, der Cubitalquerast  $q_1$ , wendet sich durch einen wahrscheinlich in der Verbreiterung der Flügelanlage begründeten Zug dem Vorderrande des Flügels zu, indem es unter  $m_3$  und  $m_2$  hinweg der Basis vom 1. Ast der Media ( $m_1$ ) zustrebt und sich schliesslich diesem Ast anlegt. Das 2. Aestchen, von sehr geringer Stärke, legt sich dagegen dem 3. Ast der Media ( $m_3$ ) und in seinem Basaltheil später dem Cubitalquerast  $q_1$  an. Mit diesen Vorgängen zugleich entsendet auch die 2. Axillarader ( $ax_2$ ) einen feinen Gabelast (Fig. 5  $q_2$ ), der sich ebenfalls nach vorn zu wendet, aber nicht unter, sondern über der von ihm liegenden 1. Axillarader ( $ax_1$ ) hinweg der 2. Analader ( $a_2$ ) sich anlegt. Es mag die Ursache dieser sämtlichen Richtungsablenkungen in der Thatsache zu suchen sein, dass das Gebiet des medianen Flügeladersystems jetzt beginnt sich zu verbreitern, und zwar auf Kosten des Gebiets des costalen Flügel-

adersystems. Dieses wird immer mehr und mehr verschmälert, die Adern lagern sich immer dichter, die Folge ist, die Costa wird etwa um  $\frac{1}{3}$  ihrer Länge gekürzt, auch das Ende der Subcosta wird vom Aussenrand auf den Vorderrand gedrängt. Inzwischen entsteht ein fester Zusammenschluss zwischen dem Radialast  $r_{4+5}$  und den Aesten der Media  $m_1$  und  $m_2$ , bis endlich jener Ast als Basalstück zu diesen Aesten die Luftzufuhr letzterer vermittelt; ebenso bildet der proximale Theil der Cubitalquerader  $q_1$  das Schlusstück zwischen  $cu_1$  und  $m_3$ , während der distale Theil eine Verbindung zwischen  $m_2$  und  $m_3$  darstellt, so dass schliesslich durch Verwachsung die Luftzufuhr der 3 Aeste der Media lediglich durch die neu erworbenen Basaltheile geschieht, was natürlich ohne genetische Kenntnisse den Anschein erweckt, als seien es Aeste der betreffenden Adern. Die Folge ist, die Media und mit ihr der Basaltheil der Gabel reducirt sich immer mehr und obliterirt schliesslich ganz, und mit diesen Aethertheilen zugleich verschwinden auch die Analadern ( $a_1$  und  $a_2$ ), sowie die 3 dünnen Gabelästchen der 2. Axillarader ( $ax_2$ ); vgl. Parenthese weiter unten. Wir haben jetzt ein Geäder vor uns, das dem in Fig. 7 abgebildeten entspricht, also das definitive Geäder der Imago. Die zarte Axillarader 2 ( $ax_2$ ) und ihr Querästchen  $q_2$  haben sich stark entwickelt und bilden vereinigt mit der 1. Axillarader ( $ax_1$ ) [vielleicht auch mit der 2. Analader ( $a_2$ ); leider konnte dies nicht sicher constatirt werden, da ein günstiges Stadium zur Beobachtung dieser Entwicklung nicht erlangt wurde, doch scheint es mir nach Analogie mit den Formen mit hässlicher Analis wahrscheinlicher, dass die 1. Axillaris ( $ax_1$ ) die definitive Imaginalader bildet], eine feste Stütze des Hinterrandes des Flügels. Die 2. Axillarader überragt selbst nur wenig die Insertionsstelle von  $q_2$  und erreicht nicht den Hinterrand des Flügels. In Form einer schwachen Falte ist die Bahn gekennzeichnet, die früher von der Analader durchlaufen wurde, nur schwache, meist sehr undeutliche Linien in der Mittelzelle deuten auf die einstige Existenz der Basis der Media (bei andern Formen zuweilen deutlicher).

### Die Hinterflügel.

#### Radialer Hinterflügelstamm.

Der radiale Hinterflügelstamm (Fig. 4 u. 6  $rh$ ), mit dem medianen Vorderflügelstamm an der Basis vereinigt, theilt sich in gleicher Weise wie der entsprechende Stamm des Vorderflügels in 3 Aeste, die Costa ( $c$ ), die Subcosta ( $sc$ ) und den Radius ( $r$ ).

Ebenso findet sich, gleichfalls wie im Vorderflügel, dicht hinter der Basis des Radius eine tracheale, sackartige Ausstülpung. Die Costa (Fig. 6 *c*) ist schwächer als im Vorderflügel und daher meist ziemlich schwierig zu constatiren, besonders da die Freilegung des Hinterflügels der Puppe viel mehr Zeit in Anspruch nimmt und tiefere Eingriffe in den Organismus erfordert. Sie erreicht den Aussenrand des Flügels in den von mir beobachteten Stadien nicht mehr und reducirt sich dann bald bis zum Ende des basalen Drittels des Flügels. Die Subcosta (Fig. 6 *sc*) erstreckt sich wie die des Vorderflügels in gerader Linie bis zur Flügelspitze. Abweichend ist dagegen der Verlauf des Radius (Fig. 4 u. 6 *r*). Während im Vorderflügel der 1. Ast (*r*<sub>1</sub>) ausserhalb der Abzweigungsstelle von *r*<sub>4+5</sub> seinen Ursprung nimmt, inserirt er hier weit innerhalb derselben im 1. Drittel der Flügellänge. Der 2. Ast ist ohne Gabel, entspricht somit *r*<sub>2+3</sub>, der letzte Ast schliesslich ist homolog mit dem des Vorderflügels und entspricht *r*<sub>4+5</sub>.

Was schon in frühern Stadien an der Topographie des radialen Adersystems des Hinterflügels besonders auffällt, ist, dass sich die Basis des Radius sowie besonders der ganze 1. Radialast (*r*<sub>1</sub>) dicht der Subcosta anschmiegt.

#### Medianer Hinterflügelstamm.

Der mediane Hinterflügelstamm entspringt direct dem 1. Abdominalstigma, also dem Stigma des 2. Abdominalsegments, ein wenig oberhalb des starken Lateralstamms. In ähnlicher Weise wie im Vorderflügel ist auch im Hinterflügel der radiale Tracheenstamm mit dem medianen durch eine gebogene Commissur verbunden, die hier ebenfalls zur Sicherung beständiger Luftzufuhr als Reserveleitung functionirt. Kurz nach Abgabe der Commissur gabelt sich der Stamm, indem er nach vorn die in weitem Bogen sich der Flügelmitte zuwendende Media (Fig. 6 *m*) abgibt, während die beiden übrigen Hauptäste Cubitus (Fig. 6 *cu*) und Analis (*a*<sub>1</sub> und *a*<sub>2</sub>) noch bis dicht vor die Flügelwurzel vereinigt sind. Media (*m*) und Cubitus (*cu*) stimmen in Form und Lagerung völlig mit den entsprechenden Adern des Vorderflügels überein, während die Analis (*a*<sub>1</sub> und *a*<sub>2</sub>) in so fern differirt, als die Gabelung schon auf die Insertionsstelle verlegt ist und so zeigt, dass die Analis aus 2 Adern besteht, der 1. Analader (Fig. 6 *a*<sub>1</sub>) und der 2. Analader (Fig. 6 *a*<sub>2</sub>).

Noch viel weiter innerhalb der Basis der Commissur und viel näher dem Ursprung des Stammes als im Vorderflügel liegt die In-

sersion der beiden Axillaradern, die als feine Adern dicht neben einander dem Stamm angeheftet sind und in mässigem Bogen sich demselben etwas anschmiegen; die erste ( $ax_1$ ) ähnelt der des Vorderflügels, die zweite ( $ax_2$ ) ist kurz, ohne Gabelung und in frühern Stadien ohne die Quergabel ( $q_2$ ). Innerhalb der Insertion der Axillaradern entsendet der auch hier noch einige feine Aederchen, die sich jedoch dem Flügel nicht zuwenden. —

Wie im Vorderflügel nähern sich nun später der Radialast  $r_{4+5}$  und der 1. Ast der Media ( $m_1$ ), dem 1. Cubitalast ( $cu_1$ ) entsprossen die beiden Queradern, deren erste ( $q_1$ ) sich der Basis des 1. Astes der Media ( $m_1$ ) anlegt, indem sie unter  $m_3$  und  $m_2$  hindurch wächst, während die von der 2. Axillaris ( $ax_2$ ) abgegebene Querader  $q_2$  über der 1. Axillaris ( $ax_1$ ) und auch über der 2. Analis ( $a_2$ ) hinweg wächst und sich hier im Hinterflügel scheinbar mehr der 1. Analader zuwendet, im Gegensatz zum Vorderflügel, wo sie sich an die 2. Analader anlegt. Auch hier im Hinterflügel werden diese angestrebten Verbindungen immer fester und erreichen ebenfalls einen festen Tracheenanschluss und Verbindung des radialen und medianen Adersystems, so dass schliesslich  $r_{4+5}$  als Basis zum 1. und 2. Ast der Media ( $m_1$  und  $m_2$ ),  $q_1$  als Basis zum 3. Ast der Media ( $m_3$ ) functionirt und so diese Adern mit Sauerstoff hinreichend versorgt, dass in Folge dessen die Media nebst der Basis ihrer Gabel überflüssig wird und allmählich gänzlich verschwindet. Zugleich wird nicht nur die 1. und 2. Analis ( $a_1$  und  $a_2$ ) [anstatt der 2. Analis vielleicht, wenn auch nicht wahrscheinlich, die 1. Axillaris ( $ax_1$ ), was, wie im Vorderflügel, nicht festgestellt werden konnte], sondern auch die 2. Axillaris ( $ax_2$ ) mit ihrer eben erst neu gebildeten Querader  $q_2$  völlig absorbiert, wenigstens bin ich nicht in der Lage gewesen, diese letztern beim Flügel der Imago beobachten zu können. Während sich nun so allmählich das Geäder des definitiven Flügels (Fig. 7) bildete, schloss sich auch die Subcosta ( $sc$ ) immer dichter an den 1. Radialast (Fig. 6  $r_1$ ) an, bis sie sich schliesslich völlig mit dieser zu einer Flügelader vereinigte. Die hinter dem kurzen Rudiment der Costa (Fig. 7  $c$ ) im Imaginalflügel folgende Ader ist somit nur scheinbar eine einfache Ader, sie hat, wie aus obigen Feststellungen hervorgeht, den morphologischen Werth von 2 Adern, und zwar von der Subcosta und dem 1. Radialast. Als Andeutung des einstigen Verlaufs der scheinbar gänzlich verschwundenen Media zeigen sich auch im Hinterflügel schwache Linien in der Mittelzelle, als Reste der Anal-

adern ist eine Falte zwischen der 2. Cubitalader ( $cu_2$ ) und der 1. Axillaris bemerkbar (Fig. 7).

### Vergleichsmaterial.

Um die gefundenen Resultate einer vergleichend-morphologischen Probe zu unterziehen wurden einige Vertreter anderer Familien untersucht.

Von den Sphingiden wurden eine Anzahl Puppen einer Untersuchung unterworfen, besonders von *Sphinx pinastri* L., auf die sich denn auch die Abbildungen Fig. 15—17 beziehen, da sie mir reichlich zur Verfügung standen. Ein frühes Stadium führt Fig. 15 vor Augen, das eine Entwicklungsform des Vorderflügels repräsentirt mit noch völlig isolirten Adersystemen des radialen und medianen Flügeltracheenstamms. Die Verbindungsbildung ist noch nicht eingeleitet oder angedeutet. Auffällig ist die sehr starke Entwicklung der Costa (Fig. 15 c), die an Stärke die erste Stelle im Flügel einnimmt. In der Ausbildung und Anordnung der einzelnen Adern weicht *Sphinx pinastri* L. von unserer *Antheraea pernyi* GUÉRIN durch die vollständige Ausbildung des 4. und 5. Radialasts (Fig. 15  $r_4$  u.  $r_5$ ), durch die Verschmelzung vom 2. und 3. Radial ( $r_{2+3}$ ) und die einfache, umgestaltete Analis (a) ab. Auffällig ist vor allem bei demselben die starke Rückbildung der Anfangs so mächtig entwickelten Costa (Fig. 16 c), die ihren Grund jeden Falls auch in der Ausbreitung des Gebiets des medianen Adersystems auf Kosten desjenigen des radialen zu suchen hat. Die Cubitalquerader (q) hat sich eben als Gabelast des 1. Cubitalastes (Fig. 16  $cu_1$ ) gebildet; die Gabelstelle in starker Vergrößerung zeigt Fig. 12, zugleich zur Demonstration der Capillartracheen (Nebentracheen) dienend. Bemerkenswerth ist ferner noch, dass eine Bildung einer Axillarquerader nicht stattzufinden scheint. Es legt sich vielmehr, wie Fig. 17 (Flügel der Imago) veranschaulicht, die 2. Axillarader ( $ax_2$ ) in ihrem distalen Theil der 1. Axillarader ( $ax_1$ ) an und verschmilzt hier mit derselben; ebenso findet ein einfaches Anlegen eines Stückes des proximalen Theils des 1. Astes der Media ( $m_1$ ) an den Radius statt, da eben der 5. Radialast den Aussenrand des Flügels erreicht und so, in bestimmter Lage fixirt, mit dem sich nähernden 1. Ast der Media nicht verschmelzen kann, wie wir dies bei der Entwicklung der Saturniiden gesehen haben. Die ungegabelte Analis verschwindet, während dagegen die beiden Axillaradern erhalten bleiben.

In Fig. 18 ist die Topographie der Vorderflügeladern von *Harpyia vinula* L. in einem schon vorgerückten Puppenstadium abgebildet. Die Costa ist hier stark reducirt, wie bei keiner andern untersuchten Form. Vom Radius sind sämtliche 5 Aeste wohl entwickelt, und der 1. Ast der Media hat sich schon dem Radius dicht angelegt, während hier allerdings die Cubitalqueraderbildung noch nicht begonnen hat. Das in Fig. 19 wiedergegebene Imaginalstadium zeigt, dass die Cubitalquerader in Folge der starken Näherung des Cubitus und Radius den 1. Ast der Media noch ein zweites Mal an den Radius andrückt und so eine zweifache Berührung des 1. Astes der Media mit dem Radius schafft, in Folge dessen eine kleine, allseitig von Adern umschlossene Zelle entsteht. Sonst bietet vorliegendes Geäder nichts Besonderes und schliesst sich, wie das von *Sphinx pinastri* L., im Wesentlichen den Untersuchungen an *Antheraea pernyi* GUÉRIN an.

Von den Pieriden wurde *Pieris brassicae* L. untersucht. Auch hier konnte die Costa in allen Fällen nachgewiesen werden, wenngleich ich jüngere Stadien zu untersuchen nicht Gelegenheit hatte und so in Folge der starken Ausbreitung des Adergebiets des Medianstamms ihre Stärke und Länge bedeutend an Mächtigkeit eingebüsst hatten. Es scheint überhaupt bei den Pieriden eine starke Reduction der Costa stattzufinden, wie auch das in Fig. 20 dargestellte Puppenstadium des Vorderflügels erkennen lässt. Es entspricht dasselbe etwa der Entwicklung des von SPULER (19) fig. 24 abgebildeten Puppenflügels von *Pieris rapae* und zeigt eine schon von SPULER beobachtete merkwürdige Abweichung, die sich darin äussert, dass der 1. Ast der Media ( $m_1$ ) dem Radius entspringt. SPULER erklärt dies als c ä n o g e n e t i s c h e Vorwegnahme. Ich glaube mich nicht zu täuschen, wenn ich annehme, dass es nur spätere Stadien sind, bei denen, allerdings etwas abweichend von der sonst vorkommenden Entwicklung, sich zunächst erst der 1. Ast der Media ( $m_1$ ) dem Radius anschliesst und diesem durch Reduction seiner ursprünglichen Basis scheinbar angehört, dann in gleicher Weise der 2. Ast der Media folgt und erst zuletzt der Cubitalquerast  $q$  der 1. Cubitalader ( $cu_1$ ) einen definitiven Abschluss der Mittelzelle bewerkstelligt. Hierfür spricht auch das von SPULER in fig. 28 abgebildete Geäder einer Puppe, das SPULER als einer a n o r m a l e n *Pieris brassicae*-Puppe angehörig deutet, das jedoch meines Erachtens nichts weiter als ein früheres Entwicklungsstadium darstellen dürfte, bei welchem eben der 1. Ast der Media noch nicht abgeschnürt und dem Radius aufsitzend ist. Ich halte jedoch dieses Capitel bei weitem noch nicht für klargelegt, besonders da mir Puppen

von *Pieris brassicae* L. zur Untersuchung vorlagen, während nach meinem Dafürhalten die von SPULER in fig. 23 und 28 als Puppengeäder von *Pieris brassicae* L. abgebildeten Figuren einer *Aporia crataegi* L. angehören, da ja auch das als der Imago von *Pieris brassicae* L. angehörig in fig. 23a abgebildete Geäder kein solches ist, sondern den Aderverlauf von *Aporia crataegi* L. darstellt. Wenn gleich dieser Irrthum SPULER's bei der nahen Verwandtschaft beider Gattungen für die Resultate nicht schwer ins Gewicht fällt, so wäre es doch sehr wichtig, wenn gerade über die Pieriden, die durch die verschiedene Ausbildung der Anzahl der Adern besonders interessant sein dürften, eine auf umfangreichem Untersuchungsmaterial fussende Durcharbeitung vorgenommen würde.

Uebrigens ist auch im Hinterflügel der Imago von *Pieris brassicae* L. (Fig. 21) die Costa in Form eines kurzen Basalästchens der mit dem 1. Radialast vereinigten Subcosta ( $sc+r_1$ ) ausgebildet. Ast 2 und 3 des Radius sind verschmolzen, die Verschmelzung vom 4. und 5. Radialast ist dagegen mit dem 1. Ast der Media in der ganzen Länge zu einer Ader verwachsen (Fig. 21  $r_{4+5}+m_1$ ).

Der bei der Gattung *Pieris* sehr klein entwickelte, oft ganz fehlende 4. Radialast des Vorderflügels scheint im Puppenstadium sich auch erst später anzulegen, in Fig. 20 ist der 4. (resp. 5.) Radialast noch ungegabelt.

Im Anschluss hieran füge ich die Beschreibung zweier interessanter Aberrationen von *Aporia crataegi* L. bei.

Einen Beweis, wie wichtig die Kenntniss abnormer Aderung häufig für Schlüsse auf die Ontogenie, selbst auf die Phylogenie ist, bietet uns das Rippensystem der in Fig. 23 vorgeführten aberranten *Aporia crataegi* L. Die Hinterflügel sind völlig normal, dagegen zeigt der Vorderflügel, dass hier die den Radius mit dem 1. Ast der Media vereinigende Tendenz wirkungslos war, dass also der Ast  $m_1$  ausserhalb der Querader  $q_1$  keinerlei Berührung mit dem Radius eingeht. Diese Aberration ist hierdurch zu dem Besitz des normalen Geäders der Gattung *Hebomoia* HÜBNER gekommen. Es liegen hiervon 2 symmetrische, aus einer grössern Anzahl normaler Stücke ausgesuchte Exemplare vor. Uebergänge hierzu sind häufiger, auch Exemplare, bei welchen Radius und 1. Ast der Media sich ausserhalb der Cubitalquerader  $q$  nur in einem Punkte berühren, gleichen in der Configuration der Rippen etwa der Gattung *Idmais* BOISD. (cf. SCHATZ, 16). Da sich vorliegende Aberration (Fig. 23) also zu wiederholen scheint, erachte ich unter Berücksichtigung ihrer Wichtigkeit für entwicklungsgeschichtliche Betrachtungen

tungen und zur Vereinfachung ihrer Anführung eine Benennung für angebracht, ich widme sie daher Herrn Prof. Dr. F. KARSCH, dem ich durch Ueberlassen einer Anzahl seltnerer Arbeiten eine wesentliche Beschleunigung der Orientirung über die Literatur verdanke. Das in Fig. 23 photographisch wiedergegebene Stück von *Aporia crataegi* L. *ab. karschi* n. stammt aus Deutschland, ebenso das zweite Exemplar, doch dürfte genannte Aberration überall unter der Stammform zu finden sein.

Dass in gleicher Weise wie bei der *ab. karschi* im Vorderflügel eine Schwächung der Tendenz des Radius, die Aeste der Media an sich zu ziehen, auch im Hinterflügel vorkommen kann, veranschaulicht das in Fig. 22 photographisch wiedergegebene Exemplar von *Aporia crataegi* L. Er besitzt völlig normale Vorderflügel, während in beiden Hinterflügeln die normaler Weise vereinigten Aeste  $r_{4+5}$  und  $m_1$  in ihrem distalen Theil nicht vereinigt sind, sondern eine Gabel bilden, wobei allerdings auf der einen Seite ein Stück der Basis, auf der andern Seite ein Stück des Endtheils des 1. Astes der Media  $m_1$  verloren gegangen ist (Fig. 22).

### Rückblick und Discussion.

Die Eintheilung der Flügeladern jedes Flügels in zwei genetisch völlig verschiedene Systeme, das radiale und das mediane Ader-system als Ast von 2 Primitivadern, gestattet uns die wichtige Frage: „Was gehört dem radialen, was dem medianen System an?“ Die Antwort muss immer bestimmt lauten, da eben mit aller Sicherheit constatirt werden kann, ob ein Ast dem einen oder dem andern Stamm angehört. Anders verhält es sich dagegen mit dem SPULER-schen System (19), der den Flügel in einen Spreitentheil und einen Faltenheil eintheilt. Ersterer zählt er (abgesehen von der Costa, deren Existenz ja SPULER leugnet), indem ich die hier gebrauchten Benennungen übertrage, die Subcosta, den Radius, die Media, den Cubitus und die Analis zu, letzterem dagegen gehören die Adern Axillaradern an. Es ist ohne weiteres ersichtlich, wie willkürlich dieses System ist. Es vereinigt Aeste, die genetisch völlig verschiedenen Stämmen angehören, und trennt Aeste, die einem Stamm angehören, während es doch, selbst bei nahe verwandten Formen, oft ausserordentlich schwierig ist, Adern desselben Stammes zu identificiren; haben wir doch selbst gesehen, dass die Analis im Puppenflügel bei manchen Formen gegabelt ist, dass ferner

die Gabelung bis auf die Basis verlegt sein kann, dass also aus einen Ast scheinbar 2 Aeste entstehen. Nimmt man nun die Analis lästig an, wie es gewöhnlich zu sein scheint, so würde man ohne Kenntniss von Zwischenformen die 2. Analis als 1. Axillaris zählen müssen. Aber auch abgesehen davon, die Anordnung der Ursprungspunkte der Aeste ist sehr variabel und verschiebbar, selbst bei verschiedenen Individuen derselben Art, ebenso sind die Axillaradern sehr variabel. Es wird demnach, selbst wenn wir nur bei den Schmetterlingen bleiben, sehr in Zweifel gestellt, ob wir überhaupt immer in der Lage sein werden, die Aeste verschiedener Formen zu homologisiren. Noch weniger günstig sind die Aussichten, wenn wir andere Insectenordnungen vergleichen. Dagegen ist immer zu constatiren, welchem Stamm eine Ader angehört, ob dem radialen oder dem medianen. Betrachten wir z. B. ein sehr niedrig stehendes Insect mit sehr ursprünglichen Flügeln, wie etwa einen Physopoden mit gut entwickeltem Adersystem, so finden wir 2 Adern, die den Flügel durchziehen, deren sichere Deutung REDTENBACHER (15) 1886, p. 184 unmöglich schien. Es sind die primitiven Stämme, der ungegabelte radiale und der ungegabelte mediane Stamm; HAGEN (9) erkannte dies schon 1870 auf Grund vergleichender Untersuchungen (p. 317). Er vertheilt das Adersystem auf 2 Hauptadern, die jede an der Basis nach vorn und hinten einen Ast abgeben. Die beistehenden Figuren lassen allerdings erkennen, dass er keine richtige Vorstellung über ihre Zusammengehörigkeit hatte, was aber ohne Hinzuziehung entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen auch nicht möglich war. Auch COMSTOCK u. NEEDHAM (5) vertheilen die Flügeladern auf zwei verschiedene Gruppen, die Costo-radial-Gruppe und die Cubito-anal-Gruppe, nehmen aber 2 longitudinale Tracheenstämme des Thorax an, aus denen sie die Stämme entstehen lassen (p. 88).

SPULER (19) wendet sich allerdings gerade gegen die Anschauung HAGEN's (9), die Zurückführung der Flügeladern auf 2 Hauptstämme. Er schreibt p. 60: „Die Art und Weise aber, wie er das Geäder aus 2 Hauptstämmen ableitet, zeigt, dass er keine richtige Vorstellung vom Bau des primitiven Flügels hatte, denn das Ursprüngliche ist gerade nicht die Vereinigung aller Adern in 2 Stämme (ein Verhalten, das durch die dadurch bedingte grössere Flugfähigkeit seine Erklärung findet), sondern ursprünglich sind die Flügel von mehreren ungefähr gleich starken Stämmen durchzogen.“

Die Unmöglichkeit einer Aufrechterhaltung dieses Dogmas eines Primitivfächers als Ur-Typus des Insectenflügels beweisen eigent-

lich schon die Betrachtungen REDTENBACHER's (15), die er folgendem Satz anschliesst (p. 155): „Ebenso leicht lässt sich erkennen, dass auch die Grösse des Flügels von bedeutendem Einfluss auf die Zahl der Adern ist, weshalb kleine Formen fast ausnahmslos ein viel spärlicheres Geäder besitzen als Insecten mit grossen Flügeln.“ Trotzdem zeigt es sich, dass er gleicher Ansicht ist, er schreibt vorher: „Es erscheint demnach unzweifelhaft, dass die ältesten Insectenformen gewissermaassen mit einem Ueberschuss von Adern versehen waren, dass dagegen im Laufe der Entwicklung durch Reduction alles Ueberflüssige entfernt und auf diese Weise ein einfacheres System des Flügelgeäders geschaffen wurde.“ Diese Anschauung mag wohl an und für sich richtig sein, jedoch nicht für die ältesten Insecten, denn vor den Aesten muss doch der Stamm sich erst gebildet haben. Wir finden auch bei niedrigen und kleinen Insecten oft nur die beiden Hauptstämme (vgl. S. 599: Physopoden) oder einen derselben ausgebildet. Bei dem ausserordentlich hohem geologischen Alter der Insecten ist es sehr wahrscheinlich, dass die Insecten die Flügel bei einem zweifellos sehr hohen Wassergehalt der Luft und beständiger Feuchtigkeit unter gänzlich andern klimatischen Verhältnissen als echte Landthiere als Kiemen benutzt haben, Anfangs wahrscheinlich sogar ohne irgend welche Tracheen, physiologisch etwa analog den Coxalsäcken unserer heutigen Collembolen, die bei der Gattung *Sminthurus* eine starke Ausbildung besitzen (PANCRITIUS, 13, hält zwar die Tracheenlosigkeit der ersten Flügelanlagen in der Raupe als Grund gegen die Annahme einer Primitivfunction der Flügel als Tracheenkiemen), ohne jedoch dabei die Frage zu berühren, ob sie etwa den Tracheenkiemen der Abdominalsegmente gewisser Insectenlarven entsprechen oder nicht. Erst später mögen sich dann unsere beiden Haupttracheenstämme ausgebildet haben. Durch völlige Veränderung der klimatischen Verhältnisse dürften dann die Flügel secundäre Functionen, wie bei springenden Insecten besonders als Fallschirme, übernommen haben und erst dann, besonders bei Vergrösserung des Körpervolumens durch functionellen Reiz<sup>1)</sup>, eine übermässige Grössenausbildung erfahren haben, die eine Festigung derselben nothwendig machte und die Bildung einer grossen Anzahl Adern zur Folge hatte, die erst nach und nach durch Centralisation in die dem Gebrauch des Flügels entsprechenden Kraftlinien reducirt wurden, um dem zweckmässigsten Materialersparniss Rechnung zu tragen. In diesem Sinne ist es auch richtig, dass geologisch ältere Formen eine grössere

1) ROUX, WILH., Der Kampf der Theile im Organismus, Leipzig 1881.

Aderanzahl haben. Wenn unsere geologisch ältesten bekannten Insecten ein dichtes Adernetz besitzen, so beweist dies nur, dass sich unsere paläontologischen Kenntnisse eben auf ältere Formen oder gar die Urformen noch nicht erstrecken; alle bisher als ältest bekannten Insectenabdrücke gehören schon relativ hoch entwickelten Insecten an, die meist durch Grösse und starke Chitinisirung charakterisirt sind. Ob wir je in der Lage sein werden, wirkliche Urinsecten geologisch nachzuweisen, ist sehr fraglich, dann müsste man geradezu einen Bernstein des paläozoischen Zeitalters finden, denn es ist schon nicht ganz einfach, gute Dauerpräparate von unsern niedrig stehenden recenten Formen herzustellen, wie sollten sich solche meist kleine und zarte Thierchen durch das ganze geologische Zeitalter hindurch erkennbar erhalten können? Da ist es schon wahrscheinlicher, dass sich geflügelte Urinsecten mit relativ geringer Veränderung und Umbildung bis heute erhalten haben.

So gehören zweifellos die Psociden (wie auch die Physopoden) zu unsern ältesten und ursprünglichsten geflügelten Insecten und stehen den Collembolen, besonders der Gattung *Sminthurus*, viel näher als alle übrigen Insecten. (Die geringere Segmentanzahl letzterer ist dieser Annahme nicht hinderlich, da ja auch bei vielen andern Insecten, wie z. B. bei vielen Dipteren, eine starke Reduction der Anzahl der Abdominalsegmente eingetreten ist.) Paläontologisch sind sie, abgesehen vom tertiären Bernstein, zwar noch nicht nachgewiesen, doch liegt dies eben an ihrer Zartheit, Kleinheit und ihrer geringen Chitinisirung; dagegen sind ja dafür die verwandten <sup>1)</sup>, aber viel höher entwickelten und viel stärker chitinisirten Termiten schon aus der paläozoischen Formationsgruppe bekannt und gehören als Vertreter der Fauna der Steinkohlenformation überhaupt zu den ältesten geologisch bekannten Insecten. Den sehr alterthümlichen Typus der Psociden beweist aber abgesehen davon auch ihre Entwicklungsgeschichte, ihre Morphologie, ihre Biologie und nicht zum geringsten ihre Nahrung. Fast ausnahmslos leben sie von niedrigen Schimmelpilzen, Algen und Flechten, nur sehr wenige Formen von organischen Resten. Die Orthopteren und Neuropteren gehören wohl geologisch zu sehr alten Insecten, stellen aber in Folge Sonderanpassung und Entwicklung nichts weniger als geflügelte Urinsecten dar. Auch die Nahrung spricht hierfür, sie leben meist von Phanerogamen, vom Raub oder sogar entoparasitär (z. B. *Coniopteryx*) <sup>2)</sup>. Da sich daher die Psociden sehr gut zu Be-

1) Die Ordnung der Corrodentien wird nach BRAUER gebildet von den Psociden, Embiiden, Termitiden und Mallophagen.

2) TETENS, H., Ueber Parasiten der Kleinzirpen, in: Ent. Nachr.,

trachtungen eignen, möchte ich bei dieser Gelegenheit einige kurze Bemerkungen einfügen, auf die ich an anderer Stelle ausführlicher eingehen will. — Hier finden wir bei Gruppen, die in der Entwicklung sehr niedrig stehen, wie z. B. die Atropinen, Formen ohne Flügel und mit rudimentären Flügeln. Letztere haben meist sogar keine Adern. Wären sie rückgebildet und erst rudimentär geworden, so wären die Adern nicht gänzlich verschwunden, wie wir es bei höhern Formen mit rudimentären Flügeln finden, wo zuweilen trotz der sehr kleinen Flügel das ganze Adersystem erhalten ist (z. B. bei einigen Cäciliinen). Nun finden sich gerade bei den Psociden einige Formen, die durch die Gesamtorganisation eine sehr niedrige und alterthümliche Entwicklung aufweisen, die aber sich durch eine verhältnissmässig bedeutende Körpergrösse auszeichnen. Ein solches Thier ist z. B. *Calopsocus infelix* HAGEN aus der indischen Region, oder *Neurosema apicalis* McLACHLAN aus Neuguinea. Hier finden wir die Flügel von einer ungewöhnlich grossen Anzahl Adern durchzogen, und zwar sehr unregelmässig. Jedes Exemplar hat daher völlig anderes Flügelgeäder, ebenso sind die Flügel der linken und rechten Körperhälfte gänzlich verschieden geädert. Sehr günstige äussere Verhältnisse haben solche alterthümlichen Formen erhalten. Es war gewissermaassen immer ein Ueberschuss von Energie vorhanden, so dass nie nothwendig wurde, die Flügel zum Flug und für Materialersparniss günstiger umzugestalten. Nach der Angabe HAGEN's hat erstere gemäss der Beobachtung von NIETNER einen sehr unsichern und taumelnden Flug. Solche Formen haben naturgemäss eine nur sehr geringe Verbreitung. Höhere Formen zeigen bedeutend reducirtes Geäder und eine meist weite Verbreitung.

Nach diesen Betrachtungen über Urgeäder wende ich mich wieder zur Sache.

ADOLPH (1) glaubte (1880) in den concaven Linien und Falten rudimentäre Adern zu erkennen und führt diese Anschauung ohne Berücksichtigung entwicklungsgeschichtlicher Thatsachen durch (Schmetterlinge, p. 233—238, tab. 1, fig. 3). Schon VAN BEMMELEN (20) weist diese falsche Auffassung auf Grund von Untersuchungen am Puppenflügel zurück (1889, p. 10 u. 11). Auch ERICH HAASE (8) erkennt die Unrichtigkeit der ADOLPH'schen Theorie und behauptet dies in der letzten seiner 9 „Thesen“ (1891). Aber erst SPULER (19) führt dies an der Hand genetischer Untersuchungen eingehender durch

---

1889, p. 1—3 (nach Vergleich mit den Originalen: *Coniopt. psociformis* CURT.); v. SCHLECHTENDAL, H. R., in: Jahresber. Ver. Naturk. Zwickau, 1881, p. 26—31, mit Taf., und 1882, p. 45—47.

(1892). Der Verdienst ADOLPH's liegt also darin, dass er auf die sogenannten „Falten“ im Insectenflügel hinwies; die Unrichtigkeit, dass er ihnen allen morphologische Bedeutung zusprach, konnte er an der Hand blosser vergleichender Untersuchungen von imaginalen Insectenflügeln ohne ontogenetische Untersuchungen nicht vermeiden. Es hat eben nur ein beschränkter Theil der Falten und Linien genetische Bedeutung, so die rudimentären Linien der Mittelzelle als Reste der Media und die Reste der Analis, während die meisten „Concavfalten“ nur einen praktischen mechanischen Werth für die Flugbefähigung repräsentiren dürften. Jene haben also morphologische, diese dagegen physiologische Bedeutung.

Die SPULER'sche Ansicht, dass „die Queradern das Bild nur compliciren und keine tiefergehende Bedeutung haben“, ist schon durch die allgemeineren Arbeiten COMSTOCK u. NEEDHAM's (5) und durch vorliegende Untersuchung widerlegt. Alle Queradern sind eben genetisch Längsadern.

REDTENBACHER (15), beeinflusst von ADOLPH, theilt die Adern ebenfalls in Convex- und Concavadern ein (erstere zählt er mit ungeraden, letztere mit geraden Zahlen) und rechnet fälschlicher Weise auch die wohl entwickelte Subcosta zu den „Concavadern“; seine Vertheilung der Aeste auf die einzelnen Adern ist ohne genetische Begründung und willkürlich. So zählt er immer den 3. Ast der Media als 1. Ast des Cubitus, indem er diesen und die beiden Cubitaläste als Ader VII zusammenfasst.

So viel Versuche auch gemacht wurden, eine begründete Adervertheilung zu schaffen, erst mit SPULER (19, 1892) haben wir eine Astvertheilung von genetischem Standpunkt, und hierin liegt auch die grosse Bedeutung der SPULER'schen Arbeit. Ein solches Adersystem hat allein eine morphologische Bedeutung, während alle bisherigen Systeme nur topographische Bedeutung besitzen. Einen wesentlichen Fortschritt bedeuten die Arbeiten von COMSTOCK u. NEEDHAM (5), bei welchen die Resultate SPULER's auf die übrigen Insecten übertragen werden und auch hier ihre Bestätigung finden. Sie erkennen, wie schon erwähnt wurde, die Existenz der von SPULER übersehenen Costa und führen eine einheitliche, genetisch begründete Benennung der Adern durch, indem sie die von REDTENBACHER (15) benutzten Bezeichnungen übernehmen, die auch in vorliegender Arbeit, allerdings mit einer Ergänzung durch Einführung der Benennung der hinter den oder der Analader liegenden Adern als Axillaradern, angenommen wird.

GROTE (7) bedient sich gleichfalls der REDTENBACHER'schen Bezeichnung der Flügelrippen in seiner Arbeit über die Saturniiden. Er entwickelt hierbei die Theorie, dass die Unterfamilie *Attacinae* mit offener Mittelzelle die phylogenetisch jüngsten Formen enthält. Er schreibt p. 11: „Der höhere der beiden Typen (der Saturniides) hat die Costalfläche der Oberflügel dadurch verstärkt, dass die obere Zweige der „Media“ oder Mittelrippe, durch den Radius an sich gezogen werden. Die Vervollkommnung dieser Tendenz offenbart sich im Verschwinden des Mittelzellenschlusses“, und p. 12: „Die Evolution des Flügelbaues der Saturniidae gipfelt also in dem Verschwinden der Media oder Mittelrippe.“ — Nun haben wir aber an der Hand der Entwicklung des Geäders gesehen, dass der Mittelzellenverschluss keineswegs von der Media, sondern vom Cubitus aus vor sich geht und dass er erst relativ spät gebildet wird, ja dass er, wie wir auf Grund des zu besprechenden einseitigen Rückschlags von *Telea polyphemus* CRAMER (1775) constatieren können, bei Entwicklungshemmungen überhaupt gar nicht ausgebildet wird. Es ist daher eine so bestimmte Fassung der ersten Behauptung nicht angebracht; wenn man zwar auch die Möglichkeit einer Bildung und spätere Rückbildung des Mittelzellenschlusses nicht gänzlich abweisen kann, so hat doch die Wahrscheinlichkeit sehr viel für sich, dass es eben zu einem Mittelzellenschluss bei der Gattung *Attacus* gar nicht kommt. Solche Fragen sind eben nur an der Hand entwicklungsgeschichtlicher Untersuchungen mit Sicherheit zu beantworten. Uebrigens fehlt auch der Mittelzellenverschluss bei vielen Nymphaliden-Gattungen. Als Widerlegung der zweiten Behauptung GROTE's brauche ich nur anzuführen, dass bei allen Harmoncopoden (KARSCH, 11), also dem grössten Theil der frühern Macrolepidopteren, und einem Theil der Stematocopoden die Media nicht mehr noch weniger verschwindet als bei den Saturniiden.

Die soeben erschienene Arbeit über Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel von GÜNTHER<sup>1)</sup> berücksichtigt nur den histologischen Bau desselben.

---

1) GÜNTHER, KONRAD, Ueber Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel, in: Zool. Jahrb., V. 14, Anat., 1901, p. 551—572, tab. 42.

## Die einseitige Hemmungsbildung von *Telea polyphemus* CRAMER 1775.

Die Larve vorliegender hervorragenden Abnormität wurde im Jahre 1893 von Herrn JOHANNES CRAMER in Leipzig aus dem Ei gezüchtet und ergab im Frühjahr 1894 den Falter. Nach Angabe des Züchters fanden sich an der Larve keinerlei Anormalitäten. Das Exemplar, ein Weibchen, das sich in meinem Besitz befindet, fällt schon auf den ersten Blick durch die matte, chitinartige Färbung der rechten Flügel auf und besonders durch das völlige Fehlen der als „Augen“ bezeichneten glasigen, unbeschuppten, kreisrunden Stelle in der Mitte des Vorder- und Hinterflügels am äussern Ende der Mittelzelle. Am besten demonstriert dies Fig. 3, eine in durchfallendem Licht aufgenommene photographische Wiedergabe (von unten) und die in Fig. 2 fixierte Ansicht von der Unterseite. Von der Oberseite betrachtet (Fig. 1), scheint allerdings auf dem Hinterflügel noch ein Rest der Augen vorhanden zu sein, doch lehrt schon ein Vergleich mit der entsprechenden Stelle im linksseitigen normalen Flügel, dass es sich nur um eine Erhaltung der die Augen umgebenden Zeichnung des Flügels handelt, die natürlich nicht den Augen selbst angehört.

Genau betrachtet, bestehen nämlich die Augenfelder beider Flügel, sowohl von der Oberseite als auch von der Unterseite aus betrachtet, aus einer glasigen, schuppenlosen Membran, die von einem breitem Ring gelber Schuppen und ausserhalb dieses Ringes noch von einem zweiten schmalen Ring schwarzer Schuppen umgeben wird. Auf der Ober- und Unterseite der Vorderflügel und auf der Unterseite der Hinterflügel ist nun ausser dem röthlichbraunen Farbton der Flügel keinerlei umgebende Augenzeichnung vorhanden, es obliterirt also mit dem Verschwinden der eigentlichen Augenfelder die ganze Augenzeichnung völlig, während auf der Oberseite der Hinterflügel die ausserhalb der Augenfelder befindliche Augenzeichnung dem übrigen Flügelfeld angehört und trotz Verschwindens der Augenfelder natürlich erhalten bleibt. Sie besteht aus einer das Augenfeld umgebenden sammetschwarzen, annähernd kreisförmigen Fläche, die an der Innenseite der Augenfelder mit hellblauen Schuppen durchsetzt ist. Diese schwarzen und hellblauen Schuppen finden sich also auf der Oberseite des abnormen Hinterflügels erhalten, wenn auch, wie überhaupt die ganze rechte Seite, stark verblasst.

Während der Grundton der linken normalen Seite eine röthlichbraune Färbung aufweist, ist er auf der rechten Seite sehr blass hell

gelbbraun und repräsentirt so durch die äusserst geringe Pigmentirung fast nur die Chitinfarbe. 2 Inseln finden sich allerdings, die einen etwas dunklern röthlichen Ton zeigen, ein die Basis des Cubitus begleitender Streifen bis zu dem 3. Ast der Media auf der Oberseite, auf der Unterseite ein schmales Streifchen an dem normaler Weise gänzlich verschwindenden, stark angedeuteten Basaltheil des 1. Astes der Media. Auf der Unterseite beider Flügel ist die dunkle Zeichnung fast gänzlich verschwunden und nur als schwacher Hauch erkennbar (Fig. 2), während auf der Oberseite der graue Vorderrandstreifen des Vorderflügels seine 2 dunklen Apicalflecke, sowie der parallel dem Aussenrand verlaufende schwarze Streif der Vorder- und Hinterflügel theilweise hervortreten und matt pigmentirt sind. Am übrigen Körper, den Beinen und den Fühlern sind keine bemerkbaren Anomalitäten zu erkennen. Auch an Grösse sind die Flügel der rechten Körperhälfte bedeutend reducirt, wie man an den Photographien und dem in Fig. 8 und 9 wiedergegebenen Geäder ersehen kann; die grösste Länge des linken Vorderflügels beträgt 55 mm, die des rechten nur 50 mm.

#### Adersystem.

Das Geäder des normalen *Telea polyphemus* CRAMER 1775 weicht von dem des *Antheraea pernyi* GUÉR. nur durch die Lagerung des 1. Radialastes ab. Während er bei dieser kurz vor dem Ursprung des 3. Radialastes (Fig. 7  $r_3$ ) entspringt, inserirt er bei *Telea polyphemus* kurz vor der Basis des letzten (hintersten) Radialastes (Fig. 8  $r_{4+5}$ ).

Das Spiegelbild der anormalen rechten Seite wird in Fig. 9 abgebildet. Zunächst fällt hier in die Augen, dass sowohl im Vorderflügel als auch im Hinterflügel die vom 1. Cubitalast gebildete Cubitalquerader ( $q_1$ ) völlig fehlt. Ferner bemerkt man den 3. Ast der Media beider rechten Flügel zwar dem 1. Cubitalast genähert, als Ausdruck des Bestrebens, sich mit ihm zu vereinigen, doch ist ein definitiver fester Zusammenschluss nicht entstanden, vielmehr ist seine ursprüngliche Basis sowie die der ganzen Media und ihres 1. und 2. Astes ( $m_1$  und  $m_2$ ) verhältnissmässig stark angedeutet, wie es auch die in durchfallendem Licht aufgenommene Photographie Fig. 3 deutlich zeigt. Wir finden also die unter normalen Verhältnissen verschwindende Basis der Media und ihrer Aeste sehr unvollkommen reducirt und einen völligen Mangel der Cubitalquerader, also eines Mittelzellenschlusses. Ausser der in durchfallendem Licht dargestellten Abbildung Fig. 3 lassen die Photographien von der dorsalen

Seite aus (Fig. 1) und von der Ventralseite aus (Fig. 2) diese Verhältnisse deutlich erkennen. Vergleicht man nun diesen Befund mit den früher entwickelten Thatsachen der Morphologie der Puppe von *Antheraea pernyi* GUÉR., so erkennt man, dass die Lagerungsverhältnisse des Adersystems völlig mit einer im Puppenleben bei normaler Entwicklung sich findenden Entwicklungsphase übereinstimmt.

Die abnormen Flügel der rechten Seite unseres Thieres repräsentiren somit von ontogenetischem Standpunkt aus ein Puppenstadium, das sich bis zum Imaginalleben erhalten hat.

Ein Vergleich der Maassverhältnisse einzelner Strecken der Adern zeigt übrigens, dass eine Hemmung besonders in der mittlern Zone der Flügel stattgefunden hat. Hiermit erklärt sich auch das Verschwinden der Augenfelder. Für phylogenetische Betrachtungen haben wir hiermit das wichtige Resultat erlangt, dass sich die Saturniiden aus Formen mit Flügeln ohne Augenfelder und ohne Cubitalqueradern durch Ausdehnung der mittlern Flügelzone entwickelt haben. Die Augenfelder der Saturniiden sind also eine verhältnissmässig späte phylogenetische Errungenschaft.

Von phylogenetischem Standpunkt aus ist unser Exemplar somit ein einseitiger Rückschlag nach einem jetzt nicht mehr lebend erhaltenen Schmetterlingstypus.

Wie schon in den einleitenden Worten erwähnt, sind bei Betrachtung der Ursachen eines solchen Erhaltungszustands eines Entwicklungsstadiums bis zum Imaginalleben zwei Punkte zu berücksichtigen, die Anlage im Ei und spätere Einwirkungen. Verlegt man diese Einwirkungen auf die Entwicklung des Individuums auf einen sehr frühen Zeitpunkt, schliesslich auf die Zeit vor dem Befruchtungsvorgang im Ei oder gar in die Zeit der Bildung des Eies, so nähern sich Anlage und äussere Ursachen immer mehr um schliesslich bei der Bildung des Eies zusammenzufallen (vgl. S. 572). Eine principielle Trennung der Einwirkungen von aussen und der Einwirkungen von innen ist also in frühen Entwicklungsstadien nicht herzustellen, es sind eben immer physikalische (mechanische) Vorgänge (Wärme, Kälte, Spannungsverhältnisse, Druck, chemische Vorgänge etc.), die auf den sich entwickelnden Organismus fördernd oder hemmend einwirken.

Ob wir in vorliegendem Fall eine Abnormität der Anlage oder Einwirkungen während des Verlaufs der Entwicklung zu vermuthen haben, vermag ich nicht zu entscheiden, doch kann jede von beiden Ursachen eine gleiche Hemmung der Entwicklung hervorrufen. Wir

können uns also unsere Abnormität sowohl durch die eine wie durch die andere als auch schliesslich mit Hülfe beider entstanden denken; alle sind befähigt, einen gleichen Rückschlag, eine gleiche Hemmung zu erzeugen. Nehmen wir an, sie sei durch eine spätere Einwirkung entstanden, so kämen hierbei hauptsächlich Einwirkungen während des Puppenlebens in Betracht, sei es nun, dass sich etwa die Stigmen der rechten Körperhälfte ganz oder theilweise verstopft hatten, sei es, dass auf eine andere Weise die Ernährung der rechten Körperhälfte vermindert wurde, sei es, dass die Anlage der rechten Flügel durch Druck oder chemische Einwirkung geschwächt wurde. Eine Kenntnissnahme der directen äussern Ursache wäre vielleicht mit Hülfe einer Section des frisch geschlüpften Falters möglich gewesen.

Noch während der Correctur erhalte ich Kenntniss von einem interessanten Exemplar eines *Antheraea pernyi* GUÉR. ♀, das sich im Besitze des Herrn E. SUFFERT, Berlin, befindet und füge daher noch einige kurze Bemerkungen über dasselbe hier an. Es fehlt bei diesem Stück der Augenfleck mit der umgebenden Zeichnung nur auf dem linken Vorderflügel, während der linke Hinterflügel völlig normal entwickelt ist. Die Färbung des abnormen Flügels ist nicht abweichend, dagegen ist seine Länge ein wenig kürzer als die des rechten Vorderflügels. Sehr interessant ist, dass die Cubitalquerader nur in Form eines kurzen Stummels am Ast  $m_3$  deutlich ausgebildet ist, während sich ein undeutlicher Rest noch bis zur halben Entfernung, bis zum Ast  $m_2$  erkennen lässt. Ausserdem sind  $m_1$  und  $m_2$  mehr einander genähert als im rechten Vorderflügel. Es zeigt diese Abnormität somit eine interessante Zwischenform zwischen dem normal entwickelten Flügel und der besprochenen Hemmungsbildung bei *Telea polyphemus* CR. und beweist zugleich, dass auch bei *Antheraea pernyi* GUÉR. ähnliche Hemmungsbildungen auftreten können, von der ja die Entwicklung der darauf bezüglichen Verhältnisse untersucht wurden, und dass überhaupt die Saturniiden mit geschlossener Mittelzelle eine Neigung haben, den Mittelzellenschluss nicht auszubilden.

### Zusammenfassung der Hauptresultate.

- 1) Tracheencommissuren sind morphologisch Verwachsungen symmetrisch liegender oder auch sonstiger Tracheen, physiologisch Reserveleitungen für eine gleichmässige und gesicherte Luftzufuhr.
- 2) Das Adersystem jedes Flügels gehört zwei genetisch völlig verschiedenen Systemen an, dem radialen Flügelstamm und dem

medianen Flügelstamm; die SPULER'sche Eintheilung in einen Spreitentheil und einen Faltentheil ist willkürlich.

Schema des Vorderflügels eines Schmetterlings.

Radialer Vorderflügelstamm	{	Costa	lästig (d. h. ungegabelt)	(c)
		Subcosta	lästig	(sc)
		Radius	5ästig	(r <sub>1</sub> , r <sub>2</sub> , r <sub>3</sub> , r <sub>4</sub> , r <sub>5</sub> )
Medianer Vorderflügelstamm	{	Media	3ästig	(m <sub>1</sub> , m <sub>2</sub> , m <sub>3</sub> )
		Cubitus	2ästig	(cu <sub>1</sub> , cu <sub>2</sub> )
		Analıs	1—2ästig (verschwindet)	(a <sub>1</sub> , a <sub>2</sub> )
		1. Axillaris	lästig	(ax <sub>1</sub> )
		2. Axillaris	1—3ästig (Aeste verschwinden)	(ax <sub>2</sub> ).

3) Der Schluss der beiden Adersysteme geschieht durch Bildung einer oder zweier Aederchen vom 1. Cubitalast aus (nicht von der Media).

4) Die Costa der Schmetterlinge ist trotz REDTENBACHER (1886), SPULER (1892) und ERICH HAASE (1891) vorhanden und tracheal angelegt.

5) Die Subcosta des Hinterflügels verschmilzt mit dem 1. Radialast zu einer Imaginalader.

6) Alle Queradern haben morphologisch (genetisch) die Bedeutung von Längsadern.

7) Die Concavadern und Falten ADOLPH's haben meist blos eine physiologische und nur theilweise eine morphologische Bedeutung.

8) Auf Grund der besprochenen Hemmungsbildungen bei *Telea polyphemus* CR. und *Antheraea pernyi* GUÉR. und ontogenetischer Thatsachen — der Typus der Saturniiden mit offner Mittelzelle stellt ein Entwicklungsstadium der Formen mit geschlossener Mittelzelle dar — sind die Saturniiden mit geschlossener Mittelzelle als phylogenetisch jünger zu betrachten als diejenigen ohne Mittelzellenschluss. Die Theorie GROTE's (1896), die Attacinen seien phylogenetisch jünger, ist also im entgegengesetzten Sinne richtig.

9) Eine Untersuchung der Entwicklung des Adersystems der Pieriden dürfte für wichtige phylogenetische Schlüsse von grossem Werth sein.

10) Die Geäderconfiguration des besprochenen Rückschlags repräsentirt von ontogenetischem Standpunkt ein Puppenstadium, das sich bis zum Imaginalleben erhalten hat, von phylogenetischem Standpunkt ein einseitiges Rückgreifen auf ein phylogenetisch früheres Stadium, das sich normal bei keinem lebenden Saturniiden erhalten hat.

11) Die Flügelvergrößerung findet onto- und phylogenetisch hauptsächlich in der mittlern Zone der Flügelänge statt.

12) Die Augenfelder der Saturniiden sind eine phylogenetisch späte Errungenschaft zur Vergrößerung der Flügel und Flugfähigkeit.

### Literaturverzeichnis.

- 1) ADOLPH, ERNST, Ueber Insectenflügel, in: Nova Acta Leop.-Carol. Akad., V. 41, Pars 2, No. 3, Halle 1880, p. 215—291, mit 6 Taf. (27—32).
- 2) AGASSIZ, The classification of Insects from embryological data, in: Smithson. Contrib., 1850, March 6, V. 2.
- 3) BRAUER, FRIEDRICH, Ansichten über die paläozoischen Insecten und deren Deutung, in: Ann. naturhist. Hofmus. Wien, V. 1, 1886, p. 85—126, mit 2 Taf. (7, 8).
- 4) BRAUER, F., und JOSEPH REDTENBACHER, Ein Beitrag zur Entwicklung des Flügelgeäders der Insecten, in: Zool. Anz., 1888, p. 443—447.
- 5) COMSTOCK and NEEDHAM, The wings of Insects. A series of articles on the structure and development of the wings of Insects, with special reference to the taxonomic value of the characters presented by the wings, Ithaca U. S. A. 1899. Reprinted from: Amer. Naturalist, 1898 and 1899, V. 32, 33.
- 6) ENDERLEIN, GÜNTHER, Vorkommen von unilateralem Melanismus bei *Hadena strigilis* L., in: Z. Naturw., Halle, V. 67, 1894, p. 458.
- 7) GROTE, RADCLIFFE A., Die Saturniiden (Nachtpfauen), in: Mitth. Römer-Mus. Hildesheim, No. 6, Juni 1896, p. 1—28, 3 Taff.
- 8) HAASE, ERICH, Zur Entwicklung der Flügelrippen der Schmetterlinge, in: Zool. Anz., 1891, p. 116—117.
- 9) HAGEN, Ueber rationelle Benennung der Geäder in den Flügeln der Insecten, in: Stettin. entomol. Z., 1870, p. 316—320, tab. 3.
- 10) HEROLD, Entwicklung der Schmetterlinge, 1815, mit Atlas.
- 11) KARSCH, F., Giebt es ein System der recenten Lepidopteren auf phyletischer Basis? in: Entomol. Nachr., Jg. 24, 1898, No. 19, p. 296—303.
- 12) LANDOIS, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Schmetterlingsflügel in der Raupe und Puppe, in: Z. wiss. Zool., V. 21, 1871, p. 305—315.
- 13) PANCRITIUS, PAUL, Beiträge zur Kenntniss der Flügelentwicklung bei den Insecten, Inaug.-Diss., Königsberg i. Pr. 1884.

- 14) PETERSEN, WILHELM, Beiträge zur Morphologie der Lepidopteren, in: Abh. Akad. Wiss. Petersburg, 1900, (8.) V. 9, No. 6, p. 1—144, 6 Taff.
- 15) REDTENBACHER, JOSEPH, Vergleichende Studien über das Flügelgeäder der Insecten, in: Ann. naturhist. Hofmus. Wien, 1886.
- 16) SCHATZ, E. (fortgesetzt von J. RÖBER), Die Familien und Gattungen der Tagfalter systematisch und analytisch bearbeitet, Fürth 1892, mit 50 lith. Taf. und 78 Textfiguren.
- 17) SEMPER, C., Ueber die Bildung der Flügel, Schuppen und Haare bei den Lepidopteren, in: Z. wiss. Zool., V. 8, 1857, p. 326—339, tab. 15.
- 18) SPEYER, A., Zur Genealogie der Schmetterlinge, in: Stettin. entomol. Z., 1870, p. 202—223.
- 19) SPULER, A., Zur Phylogenie und Ontogenie des Flügelgeäders der Schmetterlinge, in: Z. wiss. Zool., V. 53, 1892, p. 597—646, tab. 25—26.
- 20) VAN BEMMELEN, J. F., Ueber die Entwicklung der Farben und Adern auf den Schmetterlingsflügeln, in: Tijdschr. Nederland. dierk. Vereen., (2) V. 2, Afl. 4, 1889, p. 1—12.

---

### Nachtrag.

Zu Seite 579: Die Ausbildung der Sexualorgane vollzieht sich mit einer auffälligen Geschwindigkeit.

Zu Seite 589: Der von der Basis des radialen Vorderflügelstamms nach der dorsalen Seite des Prothorakalsegments sich abzweigende Ast dürfte morphologisch den besonders bei den Noctuiden und Geometriden deutlich entwickelten dorsalen Prothorakalanhängen (*Patagia*) entsprechen, die wohl als den Flügeln analoge dorsale Prothorakal-  
extremitäten zu deuten sind.

---

### Erklärung der Abbildungen.

Tafel 40—42.

Durchgehende Bezeichnungen mit Buchstaben:

<i>a</i> <sub>1</sub> , <i>a</i> <sub>2</sub> 1. und 2. Analis	<i>mc</i> <sub>1</sub> , <i>mc</i> <sub>2</sub> untere ( <sub>1</sub> ) und obere ( <sub>2</sub> ) Mesothorakalcommissur
<i>ag</i> <sub>I</sub> — <i>ag</i> <sub>III</sub> Tracheenast nach dem 1.—3. Thorakalganglion	<i>mh</i> medianer Hinterflügelstamm
<i>ag</i> <sub>1</sub> — <i>ag</i> <sub>3</sub> Tracheenast nach dem 1. bis 3. Abdominalganglion	<i>mv</i> medianer Vorderflügelstamm
<i>ap</i> <sub>2</sub> , <i>ap</i> <sub>3</sub> Ast nach dem Meso- und Metathorakalfuss	<i>Oe</i> Oesophagus
<i>ax</i> <sub>1</sub> , <i>ax</i> <sub>2</sub> 1. und 2. Axillaris	<i>or</i> Tracheenast nach den Mund- theilen.
<i>c</i> Costa (Vena costalis)	<i>O. Sg</i> oberes Schlundganglion
<i>cer</i> Cerebraltamm	<i>p</i> <sub>1</sub> — <i>p</i> <sub>3</sub> 1.—3. Fuss
<i>cth</i> Cephalothorakalstamm	<i>pc</i> Prothorakalcommissur
<i>cu</i> Cubitus (Vena cubitalis)	<i>pst</i> Prothorakalstigma
<i>cu</i> <sub>1</sub> , <i>cu</i> <sub>2</sub> 1. und 2. Ast des Cubitus	<i>q</i> <sub>1</sub> Querader des 1. Cubitalastes (Cubitalquerader)
<i>cug</i> Tracheencommissur nach dem untern Schlundganglion	<i>q</i> <sub>2</sub> Querader des 2. Axillarasts <i>ax</i> <sub>2</sub> (Axillarquerader)
<i>D</i> Darm	<i>r</i> Radius (Vena radialis)
<i>f</i> Fühler	<i>r</i> <sub>1</sub> — <i>r</i> <sub>5</sub> 1.—5. Ast des Radius
<i>G</i> <sub>I</sub> — <i>G</i> <sub>III</sub> Ganglion des Pro-, Meso- und Metathorax	<i>rh</i> radialer Hinterflügelstamm
<i>G</i> <sub>1</sub> — <i>G</i> <sub>6</sub> 1.—6. Abdominalganglion	<i>rv</i> radialer Vorderflügelstamm
<i>hfl</i> Hinterflügel	<i>sc</i> Subcosta
<i>hog</i> hinterer (Tracheen-)Ast nach dem obern Schlundganglion	<i>sme</i> Stamm der Mesothorakalcom- missuren
<i>k</i> Kopfstamm	<i>st</i> <sub>2</sub> — <i>st</i> <sub>8</sub> Stigma des 2.—8. Abdo- minalsegments
<i>l</i> Lateralstamm	<i>U. Sg</i> unteres Schlundganglion
<i>m</i> Media (Vena mediana)	<i>vfl</i> Vorderflügel
<i>m</i> <sub>1</sub> — <i>m</i> <sub>3</sub> 1.—3. Ast der Media	<i>vog</i> vorderer Ast nach dem obern Schlundganglion.

Dieselben Bezeichnungen sachlich geordnet zur bessern Uebersicht über Fig. 4:

Stigmen: *pst* Prothorakalstigma, *st*<sub>2</sub>—*st*<sub>8</sub> Stigma des 2.—8. Abdominalsegments.

Ganglien: *O. Sg* oberes Schlundganglion, *U. Sg* unteres Schlundganglion, *G<sub>I</sub>—G<sub>III</sub>* Ganglion des Pro-, Meso- und Metathorax, *G<sub>1</sub>—G<sub>6</sub>* 1.—6. Abdominalganglion.

Sonstige Theile: *Oe* Oesophagus, *D* Darm, *f* Fühler, *p<sub>1</sub>—p<sub>3</sub>* 1. bis 3. Fuss, *vfl* Vorderflügel, *hfl* Hinterflügel.

Tracheenstämme: *l* Lateralstamm, *rv* radialer Vorderflügelstamm, *mv* medianer Vorderflügelstamm, *rh* radialer Hinterflügelstamm, *mh* medianer Hinterflügelstamm, *pc* Prothorakalcommissur, *smc* Stamm der Mesothorakalcommissuren, *mc<sub>1</sub>* und *mc<sub>2</sub>* untere und obere Mesothorakalcommissur, *k* Kopfstamm, *cer* Cerebralstamm, *cth* Cephalothorakalstamm.

Tracheenäste: *cug* Commissur nach dem untern Schlundganglion, *vog* und *hog* vorderer und hinterer Ast nach dem obern Schlundganglion, *ag<sub>1</sub>—ag<sub>III</sub>* Ast nach dem 1.—3. Thorakalganglion, *ag<sub>1</sub>—ag<sub>3</sub>* Ast nach dem 1.—3. Abdominalganglion, *ap<sub>2</sub>* und *ap<sub>3</sub>* Ast nach dem Meso- und Metathorakalfuss, *or* Ast nach den Mundtheilen.

Flügelgeäder: *c* Costa, *sc* Subcosta, *r* Radius, *m* Media *cu* Cubitus, *a<sub>1</sub>—a<sub>2</sub>* 1.—2. Analis, *ax<sub>1</sub>—ax<sub>2</sub>* 1.—2. Axillaris, *r<sub>1</sub>—r<sub>5</sub>* 1.—5. Ast des Radius, *m<sub>1</sub>—m<sub>3</sub>* 1.—3. Ast der Media, *cu<sub>1</sub>—cu<sub>2</sub>* 1.—2. Ast des Cubitus, *q<sub>1</sub>* Querader des 1. Cubitalastes (Cubitalquerader), *q<sub>2</sub>* Querader der 2. Axillarader (Axillarquerader).

## Tafel 40.

Fig. 1. *Telea polyphemus* CRAMER 1775 mit rechtsseitiger Hemmungsbildung; von oben. 1/1.

Fig. 2. Derselbe von unten.

Fig. 3. Derselbe von unten, in durchfallendem Lichte photographirt, um die Adern deutlich hervortreten zu lassen.

## Tafel 41.

Fig. 4. Tracheensystem der rechten Seite des Kopfs, Thorax und der 3 ersten Abdominalsegmente einer Puppe von *Antheraea pernyi* GUÉRIN, von oben betrachtet. Vergrössert. Die Flügel sind nur in ihren Basaltheilen mit auf dieser Figur, die folgenden beiden Figuren (5 u. 6) sind die Ergänzungen hiervon.

Fig. 5. Tracheen des Vorderflügels einer Puppe von *Antheraea pernyi* GUÉRIN von oben. Vergrössert.

Fig. 6. Tracheen des Hinterflügels einer Puppe von *Antheraea pernyi* GUÉRIN von oben. Vergrössert.

## Tafel 42.

Fig. 7. Flügelgeäder einer Imago von *Antheraea pernyi* GUÉR. 1/1.

Fig. 8. Flügelgeäder der linken (normalen) Seite des *Telea polyphemus* CRAMER. Spiegelbildliche Wiedergabe. 1/1.

Fig. 9. Flügelgeäder der rechten (anormalen) Seite des *Telea polyphemus* CRAMER. 1/1.

Fig. 10. Tracheensystem des Abdomens, Nervensystem und Darm einer Puppe von *Antheraea pernyi* GUÉR.

Fig. 11. Tracheensystems des Fühlers einer Puppe von *Antheraea pernyi* GUÉR.

Fig. 12. Capillartracheen der Flügeladern einer Puppe (Object: *Sphinx pinastri* L., an der Stelle der Queraderbildung des Cubitus im Vorderflügel). Stark vergrößert.

Fig. 13. *Antheraea pernyi* GUÉR. Lage der Flügel in der Puppe.

Fig. 14. *Antheraea pernyi* GUÉR. Puppe von der Seite. 1/1. I—III 1.—3. Thorakalsegment, 1—10 1.—10. Abdominalsegment.

Fig. 15. Tracheen des Vorderflügels einer Puppe von *Sphinx pinastri* L. Vergrößert. Stadium ohne Queraderbildung des Cubitus.

Fig. 16. Tracheen des Vorderflügels einer Puppe von *Sphinx pinastri* L. Vergrößert. Späteres Stadium mit beginnender Queraderbildung des 1. Cubitalastes. Reduction der Costalader.

Fig. 17. Geäder des Vorderflügels von *Sphinx pinastri* L. Imago. 1/1.

Fig. 18. Tracheen des Vorderflügels einer Puppe von *Harpyia vinula* L., vergrößert.

Fig. 19. Geäder des Vorderflügels einer Imago von *Harpyia vinula* L. 1/1.

Fig. 20. Tracheen des Vorderflügels einer Puppe von *Pieris brassicae* L., vergrößert.

Fig. 21. Geäder des Vorderflügels einer Imago von *Pieris brassicae* L. 1/1.

Fig. 22. *Aporia crataegi* L. mit normalem Vorder- und abnormem Hinterflügel. (Die Endstrecke von  $r_{2-5}$  und  $m_1$  ist nicht vereinigt.) In durchfallender Beleuchtung photographirt.

Fig. 23. *Aporia crataegi* L. *ab. karschi* n. Hinterflügel normal (abgesehen von einer hierbei unwesentlichen Verkürzung der beiden 1. Cubitaläste); Vorderflügel mit isolirtem 1. Ast der Media ( $m_1$ ), besitzt also das Geäder der Gattung *Hebomoia* HÜBN. In durchfallender Beleuchtung photographirt.

#### Druckfehlerverzeichniss.

Seite 575 Zeile 13 von oben „Studium“ statt „Stadium“.

Seite 586 Zeile 1 von unten hinter meisten ist „ändern“ einzufügen.

Seite 594 Zeile 8 von unten „diesem“ statt „dieser“.

Seite 600 Zeile 16 von oben „hohen“ statt „hohem“.

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# The Germ-Cells.

## Part I. *Raja batis*.

By

**John Beard, D. Sc.,**

University Lecturer in Comparative Embryology, Edinburgh.

---

With plates 43—44 and 3 figures in text.

### Contents.

Preface.

Introduction.

Methods of Investigation.

- I. The Germ-Cells in an Embryo of 32 mm.
  - II. The Distribution of Germ-Cells in earlier Embryos.
  - III. The Germ-Cells in Embryos of 10—12 mm.
  - IV. The Germ-Cells in Embryos of 6—8 mm.
  - V. The Germ-Cells in an Embryo of 14 mm.
  - VI. The Germ-Cells in Embryos of 21—22 mm.
  - VII. The Germ-Cells in an Embryo of 26 mm.
  - VIII. The earliest History of the Germ-Cells in Embryos.
  - IX. The Germ-Cells in the pre-embryonic Period.
  - X. The Germ-Cells in the earliest Period of Embryo-Formation.
  - XI. General Survey of the History of the Germ-Cells.
  - XII. Dermoid Cysts and Teratomata.
  - XIII. The Degeneration of certain Germ-Cells.
  - XIV. Primary and secondary Germ-Cells.
  - XV. Germ-Cells, Germ-Plasm, and Somatic Cells.
  - XVI. Germ-Cells and Embryo.
  - XVII. The so-called Germinal Epithelium.
  - XVIII. The morphological Continuity of Germ-Cells.
- Literature cited.  
Description of Plates.

### Preface.

“Der Mensch”, writes the learned and genial CARL ERNST VON BAER, “sieht sich ebenso nothwendig in der Mitte seines geistigen Horizontes, wie in der Mitte seines mathematischen.“

If this reproach were true of the standpoint, from which the reproductive problems in VON BAER'S mind at the time of writing were generally regarded, it applies with equal force to our accepted, but utterly erroneous, notions, concerning those now about to be under consideration.

Modern embryology regards animate nature as a huge machine of the crudest construction.

An egg is fertilised, it segments, forms a blastula, an invaginate gastrula, it may be, ensues. Some embryologists even speak of this as an embryo! Anon a third layer appears, and endless have been the disputes as to how, where, and whence this comes into existence. From these three layers, epiblast, hypoblast, and mesoblast, all the parts of the animal take their origin. Indeed, paradox though it be, although the embryo really only gradually manifests itself, the embryo is there and may be spoken of as such, from the moment, that the mesoblast makes its appearance.

To-day there is not a single Metazoon, whose development has been at all adequately investigated, in which by some observer or other serious deviations from the above crude scheme have not been witnessed. Sometimes he has described them, at others they have been ignored. Transient organs appear and disappear, the final nervous system, it may be, replaces an evanescent one, the alimentary canal undergoes a profound metamorphosis, etc. The real embryo gradually appears on the side of a highly organised or degenerate "larva", or within it; or within a sac, comparable to an amnion and found in such diverse and widely separated animals as some Hydrozoa, Nemeritines, *Peripatus*, Insects, some Echinoderms, and all the higher Vertebrata. All these are to modern embryology mere curiosities.

Generally speaking, the fate of the blastopore and the mode of origin of the mesoblast are considered as of infinitely greater importance than the fate of the larval organs and the mode of birth of the embryo upon the larva.

Fruitful though the germ-layer theory may have been, and weighted as it is with the dragging incubus of recapitulation, it is quite inadequate to cope with and explain all the phenomena of the developmental history of any single Metazoon. Developmental research has hitherto largely concerned itself with the history of the organs; and, as a result, we possess little knowledge of the mode or modes of development of organisms. Not that the study of the origin of organs

is at all an unimportant one, but that it really postulates a fair knowledge of the mode of development of the organism as a whole.

The history of embryological doctrine of the 19th century, written at the close of the new century, now about to dawn<sup>1)</sup>, will doubtless be a curious document. Though it will vastly exceed in size that of the 18th, and embrace far more real discoveries, like the latter its story is bound to include some remarkably erroneous doctrines. Nor will these be confined to its earlier years!

The controversies of the ovists and animalculists amuse us now, though we still cling to an allied line of thought. Perhaps the quotation from VON BAER given above may not have told its own story with the bluntness, appertaining to it. In reality it refers to the controversies, which raged around the doctrines of COPERNICUS, those of HARVEY on the circulation of the blood, and PEYSONEL's statements of the animal nature of the corals. These are instances, as such cited by VON BAER, of discoveries and ultimate triumphs, leading to the overthrow of anthropocentric superstitions. Along with countless other cases they illustrate how every new advance, great or small, is strenuously opposed, its author anathematized or ridiculed, unless it happen to dove-tail into existing doctrines.

The anthropocentric theory of the universe has long been banished from certain domains of human knowledge. Thanks to the recapitulation-theory, as well as to certain other factors in the early history of the science, it still dominates comparative embryology.

Man and his history form the central points of the science. We have even carried over our social conceptions of the parentage of the child into embryology. It is believed, that the tissues of the father produce the male germ-cells or spermatozoa, those of the mother the female ones or eggs.

In all this we have forgotten to reckon with Nature. Under parentage we understand the actual origin not only of the organism, but also of the two cells, which form it. Nature, however, carries back the origin of the germ-cells so far into the remote past, that our tracing of pedigrees, no matter of what sort, or how noble, how long, seems but a nonsensical trifling, a childish play.

And the wonder and mystery of it all! VON BAER, who possessed a far deeper insight into embryological problems, even in his old age,

---

1) — Written in Dec. 1900.

than any preceding or succeeding embryologist, was, as he himself confesses, decidedly teleological in his conceptions of embryology.

Of the embryologists of the past century two only, admittedly of the greatest, CARL ERNST VON BAER and JOHANNES MÜLLER, have wittingly followed the true pathway, leading to a knowledge of the development of organisms. Though teleological, their views were not anthropocentric. Both were strenuous opponents of the current dogma of recapitulation. Both were imbued with the idea of discovering the laws, underlying animal development; and, significantly enough, each of them might almost be termed the prophet of antithetic alternation of generations.

The anthropocentric conception of development then is of the following crude and simple character. The organism produces the germ-cells, these in their turn give rise to the organism. The idea might almost have arisen out of the law of entail of Great Britain! Its very simplicity does not admit of any complications in its fulfilment. The task of the fertilised egg is to give rise to an organism, like that from which the egg itself sprang: all else is of secondary importance! If there be a well-marked alternation of generations in the life-history this, of course, is a secondary adaptation, introduced for the attainment of the original end under special circumstances! Without such an alternation temporary organs, even a transient nervous system, may come into existence out of nothing! Their object is, once more, to preserve the original scheme of the development! This is also effected by ignoring a legion of awkward facts!

The organism neither produces the germ-cells, nor is it the chief task of these to give rise to the organism.

This is a flat denial of the validity of current ideas in two fundamental points; and it may, perhaps, pave the way, without in the least smoothing it, for a new conception of animal development, as well as one of the germ-cells as unicellular organisms with a definite life-cycle, comparable to that of a protozoon.

To us as embryologists and men the formation of an embryo has appeared to be everything, the history of the germ-cells a secondary item of no particular moment. Nature, on the other hand, reverses the relative importance of the two, setting the germ-cells in the place of honour, as linking the remote past with the distant future.

### Introduction.

Part I of the "The Germ-Cells", now published, was completed in the summer of 1900, and text and plates were then finished. It does not mark the close of the research even into one form, *Raja batis*. Indeed, it may be described as a preliminary survey of the field in this animal, and as treating more especially of the distribution of the primary germ-cells. It represents the fruits of some four months of intense study: it has also been followed by a much longer period of investigation, some 15 months; in which time, while *Raja batis* has by no means been neglected, other forms, such as *Scyllium canicula*, *Pristiurus*, *Torpedo*, *Acanthias*, and the chick, have come more or less under review.

As the result a considerable material of observations and some drawings have accumulated, and, it is hoped, that the first part of the work may be followed by a second, not the final portion, within a short time.

For the skate the third part of the work will treat more fully of the cleavage, the number of the germ-cells, and their migrations.

But for considerations of time and money it would have been a very easy matter to have illustrated the memoir with hundreds of figures, so extensive is the material studied.

Though written down 18 months ago, and though ever since then the writer has been investigating germ-cells, nothing would appear to require alteration in the manuscript beyond the number of mitoses between cells of 0.03 and 0.05 mm and those of 0.02 mm. As this and allied questions would be fully dealt with in Part III or IV, its consideration may be postponed.

It had been intended to review the important work of WILMS upon the "embryomas" at greater length, but it may be mentioned, that shortly after the publication of my results in the *Anat. Anz.*, V. 18, a very interesting review from BONNET's<sup>1)</sup> pen appeared. In this WILMS' embryomas also receive consideration, and, in the meantime at any rate, it may not be necessary to add anything more to what BONNET and the writer have already written concerning WILMS' researches upon these pernicious but interesting structures, the embryomas.

---

1) BONNET, R., Giebt es bei Wirbelthieren Parthenogenesis? in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 9, for 1899, p. 820—870, 1900.

At the close of an admirable review of recent progress in our knowledge of the morphology and development of the "germ-organs" or "sexual glands" of Vertebrates, GUSTAV BORN writes as follows: "The methods as yet employed are, as already insisted upon in the introduction, not such as to enable investigators adequately to cope with the problems of this specially difficult domain" ('95, p. 616).

In thus summing up BORN had in view problems dealing, not only with the origin of the "germ-organs" themselves, but also with their subsequent history and connections with other structures.

But, confining our attention to the one problem of the developmental origin of the germ-cells in the Vertebrata, a survey of the researches of the last three decades will furnish ample conviction of the unsatisfactory condition of our knowledge.

The earliest view to be noted is also that most widely accepted and generally taught. It pervades our text-books, and it has influenced research. In my own note-book, only a few pages before notes of work on the germ-cells begin, there stands a reference to the doctrine of germ-cell origin about to be mentioned, and an attempt to use it in framing a theory of the morphological nature of the thymus.

It is now almost 30 years since WALDEYER ('71) set up the doctrine of the origin of the germ-cells from a specialised portion of the peritoneum. This doctrine has survived all direct or indirect attempts to dethrone it. It is so simple; and, apparently, so well founded in fact, capable of so ready and easy confirmation withal in the commonest and most accessible Vertebrate embryos, that its position has seemed secure almost without such confirmatory researches, and in spite of results directly at variance with it.

If germ-cells arise from certain epithelial cells, as WALDEYER and others have maintained, nothing ought to be easier than to find and exhibit the transitional cells, demonstrating the passage of the one element into the other. One author at least, SEMON ('87) in his work on the testis of the chick, distinctly states, that in the strip of modified peritoneum from which this arises, there exist at certain phases all possible transitions from ordinary elongated peritoneal cells to the so-called "primitive ova" or germ cells<sup>1</sup>).

1) In the chick the writer has been unable to find any such. But in this animal the germ-cells are in evidence long before there is any "germinal ridge". The like find has also been made by NUSSBAUM ('01).

Certainly, he figures none of them — an omission shared in common by all authors, without a single exception, who have adopted this view.

As will presently be evident, they have never been figured, because they have no existence in fact.

Opposed to WALDEYER's conclusion, though hardly ever referred to in text-books, is the categorical statement of M. NUSSBAUM ('81), that the germ-cells of Amphibia arise from no portion of the epithelium of the body-cavity, but that, on the contrary, they are direct products of the segmentation. NUSSBAUM's publication dates from 1881, and a quite similar view of the origin of the germ-cells is claimed by GOETTE as having been stated by himself some years previously ('75).

In recent years EIGENMANN ('92) has traced the origin of the germ-cells in a Teleost (*Cymatogaster* = *Micrometrus aggregatus*) to a very early period: indeed, he writes: "the sex-cells are segregated very early, before any protovertebrae are formed. Judging by their size they are segmentation-cells of the fifth generation or thereabouts".

Quite recently EIGENMANN's results, so far as a very early origin of the germ-cells and their primitive independence of the peritoneum, or, indeed, of the mesoderm, have been confirmed by WHEELER ('99) in the lamprey (*Petromyzon planeri*).

The remaining view to be noticed is originally due to RÜCKERT ('88). According to him the gonads are derived from a certain segmented portion of the mesoderm, termed by him the "gono-nephrotome". They are thus segmental in their first origin. As to whence the germ-cells themselves come, whether from cleavage-products of the egg, or from peritoneal cells of the mesoblast, RÜCKERT and those who have adopted his conclusions are silent. RÜCKERT's original idea, which was apparently founded in fact, has been altered in various ways by subsequent writers. How far the author himself is in agreement with these amendments it is difficult to say. Nor would it be fair to this able embryologist to make him responsible for more than the broad statement, that the greater part<sup>1)</sup> of the foundation of the "sexual gland" appears in the ventral region of the segmented mesoblast; and that, since this latter embraces the foundation of the urino-genital system, one may speak of it as the "gono-nephrotome".

1) Not the whole, as RÜCKERT distinctly states ('88, p. 272).

It is not my purpose to give an historical account of all previous work on the origin of the germ-cells. This would take up much space, and, moreover, those who are interested may profitably peruse BORN'S excellent review, already referred to. BORN'S only serious omission to my knowledge is absence of reference to EIGENMANN'S work.

Since 1895 the only other researches calling for notice, beyond those of the latter embryologist, are those of RABL and WHEELER. Their results will be more fully referred to in the sequel.

RABL'S finds will be of special interest; for, except in two very important points, so far as they go, they are in agreement with my own.

The present writing therefore, contains no long history of previous researches. The more recent ones have been summarised by the late Prof. GUSTAV BORN, and as to the earlier ones are they not still to be found in the text-books of embryology?

The doctrines maintained as to the origin of the germ-cells of Vertebrates may be summarised under three headings:

1) The germ-cells arise from epithelial cells of the mesoderm, and, more particularly, of the peritoneum (WALDEYER, KÖLLIKER, BALFOUR, SEMON, and others).

2) The germ-cells do not arise from cells of the embryo itself, but they are cleavage products of the ovum (NUSSBAUM, EIGENMANN, and GOETTE).

3) The germ-cells are mainly (RÜCKERT), or entirely (VAN WIJHE and others) segmental in their origin.

So far as I am aware, no advocate of the third view has distinctly adopted either of Nos. 1 and 2 as a supplement.

Logically, therefore, No. 3 is not a doctrine of the origin of germ-cells at all, but only of their supposed arrangement at some phase or phases, also not clearly defined, of the development.

If it were true, and, as the sequel will show, along with RABL I hold it to be destitute of any real basis of fact, it might be conjoined with either No. 1 or No. 2; and one might say, that there were four possible theories of the origin of the germ-cells of Vertebrates.

Of course, only theories supposed to be based on observation are meant. Of theories based merely on speculation there might be any number. Just as there are numberless theories of the "origin of sex",

of which even those current in book-form are devoid of any real groundwork of original observation.

After all, then, the result of the work of thirty years past has given us two sharply defined theories of the origin of Vertebrate germ-cells, with a possible couple more, not at all well worked out.

Of these one has held the field — it is difficult to say why. The other is nearly as old, but it has never succeeded in making much headway against its more fortunate opponent. The latter, indeed, remains in the position it occupied in 1871, so far as the support of facts is concerned. And, it must be admitted, the former has only obtained substantial support in recent years from the researches of EIGENMANN. These are little known, and, perhaps because standing almost alone, they have been completely ignored.

Surveying broadly our supposed knowledge of the germ-cells in the Vertebrata — even if all the statements of standard books were fact — one must be struck with the slight amount we really possess. The researches of recent years are not numerous. BORN only records 15 memoirs in his review. Since 1894 very few papers have appeared. Indeed, the total of the thirty years does not nearly approach the list of papers on the peripheral nervous system, the nephridia, or, to name a classic object, the history of the blastopore.

And these are the years, which have witnessed WEISMANN'S work on the Hydrozoa, his series of classic papers on the continuity of the germ-plasm, and a legion of memoirs on the germ-cells of all sorts of animals!

Continuity of the germ-plasm! Continuity of germ-cells! These are taught in our universities, but our embryological text-books fail to tell us anything about them in the important sub-kingdom, Vertebrata. The information they do furnish regarding the early history of the germ-cells is not in accordance with the facts!

Why is it? Possibly, as BORN suggests, our methods are at fault. In the ways we usually prepare and treat an embryo for instruction or research it is little enough we see of the germ-cells. In my immense collection of Elasmobranch embryos, more especially of the skate, there are many series of preparations, which even a professional embryologist, who had not specially worked at the germ-cells, might examine without seeing a single germ-cell. And yet the preparations are perfect and for many purposes exquisite. There are thousands of preparations in my possession, and, possibly, thousands upon thousands in the collections of other embryologists, in which it would

be difficult to demonstrate a single germ-cell in an abnormal situation.

None the less, it is absolutely certain, that in such abnormally placed germ-cells are present. Of the embryologists, who have studied early Elasmobranch embryos, barely half a dozen have mentioned the occasional presence of the big yolk-laden cells, which RÜCKERT terms "megaspheres".

But for a certain period of the development, i. e., until most of the mesodermal somites are laid down, it may be stated with the utmost confidence, that few Elasmobranch embryos and blastoderms of certain species are entirely free from them.

BORN thinks, and rightly, that our methods are at fault. By many researches, beginning with those of NUSSBAUM ('80), and especially including those made on fishes, it has been established, that one of the most striking features of the germ-cells is their retention of yolk, long after it has disappeared from cells of the embryo.

Our ordinary methods tend to conceal this peculiarity. The yolk, wherever present, is almost hidden away in preparations stained with carmine, or even with haematoxylin as usually employed for embryos. Most embryos are treated by some modification or other of these methods; and, therefore, in most embryos the germ-cells, in spite of their size, are, if not hidden, veiled off from too close an inspection.

In the present instance, although it had long been intended to attack the germ-cells and their problems at some time or other, the immediate cause of the investigation lay in the application of a method of staining for a totally different purpose. Another reason acted as an incentive. In the course of a prolonged research on the thymus the working hypothesis of a morphological connection of germ-cells and leucocytes suggested itself<sup>1</sup>). It, therefore, became of importance to enquire into the history of the germ-cells. Out of these two facts the present writing has, almost at a tangent from other work, taken its origin.

### Methods of Investigation.

In these days, when the treatment of embryos for research has attained the rank of a fine art, it might appear superfluous to record how the material employed was prepared and treated. But the ex-

1) It is, perhaps, needless to say, that there is no connection.

perienced embryologist — even though he be a past master of methods — must often feel a desire to know how his brethren have dealt with their material. And in the present instance, because time has been devoted to the discovery of the methods best suited to reveal the germ-cells in Elasmobranchs, some slight service may possibly be rendered to other investigators by recording them.

To the working embryologist facts are of much more importance than methods; but, if the latter enable another readily to observe the phenomena for himself, their description may not be out of place.

It is many years (1889) since the writer first began to cultivate and rear skate-embryos. Not in every year has it been possible to get material. In this period, out of all the eggs obtained, a collection of possibly a thousand embryos has been brought together. The help of others in doing this has already been acknowledged elsewhere, but once again I should like to express my indebtedness to my friend, Mr. P. JAMIESON, Assistant Naturalist to the Scottish Fishery Board.

The embryos of the collection have been preserved in many ways. Of these only two are of use in the study of the problems of the germ-cells. For a long period the germ-cells of *Raja batis* retain some of their yolk, and with the plates of practically the same sizes as in the beginning.

The methods found most useful were either those, which tinged yolk-plates (FLEMMING'S osmic mixture), or those, which left them unaltered for subsequent staining (5% corrosive sublimate with one volume in ten of saturated picric acid). A good modification of the first method was found to be MÜLLER'S fluid containing osmic acid. One of the finest embryos of the older collection (No. 454) was prepared in this way, and in it the germ-cells stand out with startling clearness. More recently, and more especially in view of the subsequent staining, it has been proved, that 5% corrosive sublimate with or without picric acid added, as stated above, furnishes preparations, leaving nothing to be desired, whether they be used for the study of the germ-cells, or of other organs. The sections were laid out on albuminised slides, previously dipped in water. They were then stretched on the water-bath, dried, and afterwards stained. By this method it is possible to re-stain a slide at any future time, if desired, without loss of any of the sections.

The staining was invariably HEIDENHAIN'S iron-alum-haematoxylin

for 24 hours. This is the only satisfactory stain for the yolk-plates. It dyes them a jet-black, and this colour clings to them, even after extraction from cell-nucleus or protoplasm. But it is not a nuclear stain for cells containing yolk-plates, and it has been found useful to stain the whole embryo first of all in borax-carminé or alum-carminé. If this latter be omitted, the sections may be doubly stained with safranin or eosin. Of course, no new methods are here described, but the application of the above ones to Elasmobranch embryos is probably rarely resorted to. Embryos preserved in picro-sublimate solution furnish exquisitely beautiful preparations with HEIDENHAIN'S stain.

Although the figures are taken from embryos variously preserved and stained, uniformity has been aimed at in drawing them. Osmic acid may only blacken some, or even none, of the yolk-plates according to the strength used. None the less, the yolk-plates have in all cases been depicted, as though the embryo had been stained with HEIDENHAIN'S haematoxylin. In no sense are the figures diagrammatic.

It has been attempted to render faithfully all the details of the germ-cells, but the ordinary tissue-cells are given more in outline and solely for topographical purposes. All the figures have been drawn with the ABBE-ZEISS camera under a ZEISS 2 mm apochromatic n. ap. 1.30, and the enlargement is either 750 diameters (Figs. 13, 26, 27, 51, and 52), or 1500 (all the rest).

By uniformly using in this way either ocular 6 or ocular 12, comparison of the various figures is, of course, made easier.

The figures have all been reduced to two-thirds of their original sizes, and, therefore, the apparent magnifications are 500 and 1000 diameters.

## I. The Germ-Cells in an Embryo of 32 mm (*Raja batis* No. 454).

In embryos of about this size, or, to put the matter more broadly, in embryos of 28 to 33 mm, the original or primary germ-cells of *Raja batis* seem to reach their culmination. It is to be feared, that this statement may cause astonishment; and, therefore, it may be further explained. One of the objects of the present writing is to demonstrate, that in *Raja batis* during a long period of the development the germ-cells have no such restricted distribution, as we have hitherto been inclined to suppose. And it will be shown, that during the like time a very large proportion of the germ-cells occupies what can

only be described as very abnormal positions. For this reason there seems to be a decided advantage in beginning the description at a well advanced phase, such as this; for in this embryo no embryologist would have the slightest hesitation as to the germ-nature of a single one of the cells to be described and recorded as germ-cells<sup>1</sup>).

As characteristic of embryos of this period — the degree of development of the organs of No. 454 not being recorded in my notes — the description of another embryo (No. 209 = 34 mm) may be given. The long tail of embryos of *R. batis* accounts for so much of the growth, that the additional 2 mm are quite insignificant.

Externally. There are well developed external gills on the five branchial arches. The longest do not exceed 2 mm. The upper jaws are beginning to be formed, the mouth is widely open. Pectoral and pelvic fins are well-marked, and the two unpaired dorsals are present.

Internally. The sensory foundations of the dermal sense-organs are deploying above the eye. There is an olfactory pit, but it is widely open. In the eye the retinal layer is much thicker than the future pigmented one. The optic stalk is still widely open, and there is as yet no trace of an optic nerve. There is no pigment in the retina. Lens-fibres are forming. The head-somites show no signs of muscle-formation. The auditory organ is a simple sac, and ganglionic proliferation from its epithelium has ceased. The lateral line reaches back to the beginning of the genital organs. Histological differentiation is beginning in the medulla. There is a marked marginal veil in the spinal cord. In the occipital region there is pro-cartilage on each side of the notochord. The thymus-placodes are only slightly thickened. The oesophagus is occluded. The pancreas is in an early phase. The spiral valve does not project much into the lumen of the gut. The rectal gland shows much budding. The lumen of the rectum is occluded. In section the pelvic fins are not large, and muscle-buds are just entering them. The sexual organs, i. e., the "germinal ridges", project slightly (compare Fig. 37). The segmental ducts extend to the cloaca, where their ends are fused together and with the cloacal epithelium. The mesonephric tubules open into the segmental duct. The cloaca is closed.

---

1) Even years of intimate acquaintance with particular forms of cells do not protect the investigator from the criticism and reproach of ignorance! (Vide: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 6, p. 710, 1897.)

For the information of embryologists, who are better acquainted with *Scyllium canicula* than with *Raja batis*, it may be added, that the above embryo corresponds to 2 embryos of *Scyllium canicula* (Nos. 116 and 118) in the majority of its characters. These measured respectively 18 and 18.5 mm in the preserved condition.

It has not been determined in what segment of the trunk the first normally-placed germ-cells make their appearance. RABL ('96) records them as commencing in early *Pristiurus*-embryos (embryos of 100 somites) in the region of the 12th trunk-segment. In embryo No. 454 they begin, and are at first not very numerous, some little way behind the front end of the segmental duct. Very soon they are found to be situated in or upon a well-marked ridge, the "germinal epithelium" of various authors from WALDEYER ('71) onwards.

Only those germ-cells will be described as normally placed, which are in, on, or within this ridge. The "germinal ridge" of this embryo nowhere attains a greater lateral extension, and nowhere does it project more into the body-cavity than in Fig. 37. Posteriorly, the ridge on each side flattens out. Further back, it here and there projects slightly, and the epithelium extends backwards as far as the cloaca.

Almost throughout its whole course there are germ-cells connected with the ridge. They one and all closely resemble those shown in Fig. 37, to be afterwards described.

My notes contain tables, spread over five large pages, showing the distribution of both normal and "abnormal" germ-cells in this embryo. In the following these tables will be condensed, and in Table 1 a summary of the counting will be found. The number of rows of sections, in which germ-cells occur, is 23. The number of sections in each row is not always the same; but, owing to gradual decrease in the area of the sections, it increases from an average of 15 to one of 29.

504 is the maximum number of germ-cells in an undegenerate condition in the present embryo No. 454.

Owing to two circumstances, the comparative thickness of the sections and the marked contrast presented by germ-cells to all the other non-yolk-containing cells of the embryo, it has been possible to count the germ-cells with a considerable degree of accuracy. This is not so easy a task as one might imagine. Many of them are cut in section; and, when one has to deal with three or four close together

Table 1. Germ-cells of *Raja batis*, No. 454.

Row	Normally placed	On mesentery	Elsewhere
1	3	0	0
2	2	2	1
3	5	2	1
4	8	7	2
5	18	5	1
6	19	9	6
7	32	9	5
8	29	17	2
9	36	22	4
10	40	15	5
11	24	5	0
12	18	5	0
13	22	6	2
14	19	0	2
15	14	0	0
16	20	5	1
17	23	1	2
18	6	0	2
19	2	0	2
20	3	0	2
21	3	0	1
22	1	0	2
23	2	0	2
	349	110	45

In degeneration 8, total 512.

in one section, not to mention the fact of there being two "germinal ridges", it is sometimes a difficult matter to decide whether a certain cell is a new appearance, or only a portion of a cell present in a preceding section.

There was not the shadow of an idea in my mind how many germ-cells the embryo contained, before the counting began. Neither was there any thought of bringing this number into genetic relationships with one or two original cells of the egg-cleavage. It was only when the total came to a little over 500 that a natural suspicion of this arose.

Among the results of RÜCKERT's recent and brilliant work ('99) is the discovery, that in certain Elasmobranchs the cleavage-products divide synchronously at least 10 times. Now, as will subsequently appear, there is ample reason for deriving the germ-cells of *Raja batis* from some period of the egg-cleavage. Moreover, from their close similarity in size, not only throughout individual embryos, like

No. 454, but in dozens of other embryos also, it appears probable, that in their early history, a period lasting until all their yolk is used up, the germ-cells are cells of practically the same cell-generation. The word "practically" has been used, because, as will appear anon, in earlier embryos some of the germ-cells — a varying number — may be much bigger; and from this it may be concluded, that they have not completed the number of divisions, one, two, three, or at most four lacking, to bring them to the "resting phase". This phase is a very real thing in my embryos: indeed, it was noted long ago by BALFOUR ('78).

Mitoses of germ-cells have been diligently sought for in many embryos of sizes 8 mm to 42 mm, and the result has been the solitary mitosis figured in fig. 32. The result of this quest may seem to have been in inverse proportion to the time and labour expended; but in research it is unfortunately often the little facts, which give most trouble.

And it has been deemed desirable to carry it out for another reason. MINOT ('94), possibly on the ground of researches (?), which he has never yet (1901) published, has strongly dissented from BALFOUR'S, SEMPER'S, RÜCKERT'S and RABL'S conception of the germ-nature of the cells called by them "primitive ova". He is of opinion, that the "theoretische Erklärung dieser Zellformen wahrscheinlich durch Betheiligung zur Zelltheilung zu suchen sei". Leaving RABL'S work<sup>1)</sup> out of question, for it was overlooked by MINOT, it certainly does seem a strong and unusual course, impossible of justification, to suggest that an investigator like RÜCKERT, who has won laurels in this very field of cytology, could mistake a cell in any phase of mitosis for anything else. It would be a much worse blunder than the asserted taking of mesodermal cells for ganglion-cells!

In all my preparations of *Raja batis*, while mitoses are as common as blackberries in autumn in other parts of the embryo, the germ-cells for a prolonged period, i. e., after they enter into the resting phase, are sharply marked off from cells of the embryo by entire absence of mitoses among them. Everywhere else one easily finds mitotic figures, in the germ-cells practically never.

Returning to the table, the number of germ-cells counted tells its own tale, but that number is not complete.

---

1) RABL'S rejoinder will be found in: *Morph. Jahrb.*, V. 24, p. 755.

In Plate 44 there are drawings of seven others in a degenerate condition, and to these seven yet one more must be added, the peculiar case of Figs. 46 and 47.

Adding, then, the eight degenerate germ-cells to the total we obtain 512. This number would be obtained by 9 synchronous divisions from one cleavage-product; or, of course, by 8 such of 2. Probably, therefore, the germ-cells of this embryo arose by 9 divisions from one cell of the cleavage.

512 represents the normal, abnormally placed, and degenerate germ-cells present in this particular embryo of 32 mm<sup>1</sup>). It may be pointed out, that in earlier periods of the development there may have been others, which have degenerated and disappeared. The writer, however, offers no opinion on this point.

The abnormally-placed germ-cells of embryo No. 454 number 155, if those found in degeneration be left out of account. Before considering this number, and comparing it with the figures obtained from other embryos, it may be advisable to define more exactly what is meant by the term "abnormally-placed germ-cells". It will be admitted without cavil, that any germ-cell situated in any position, other than in the so-called germinal ridge, is not in the place, where, according to our present morphological ideas, it ought to be. At a time, when, as in this embryo, the "germinal ridges" are well developed (Fig. 37), they might be expected a priori to contain any or all of the germ-cells already present. This is the case in no single one of my numerous embryos of less than 45 mm; and, indeed, this fact alone is sufficient to cast grave doubts on the accuracy of the current view, according to which the germ-cells one and all arise from the epithelium of a restricted area of the peritoneum.

No embryo of less than 45 mm<sup>2</sup>) is free from abnormally-lying germ-cells; and, be it added, the number, or the percentage of such, is

---

1) Of all my embryos of earlier years this one was, owing to the stain and comparative thickness of the sections, an especially favourable one for this enumeration. To carry this out in a series of cases will entail the preparation of specially thick sections. Time has since writing been found to do this (compare Part III).

2) It is not suggested, that in embryos of upwards of 45 mm all the germ-cells are in normal situations. My work on older specimens has not yet been extensive enough to satisfy me on this head. In *R. radiata* No. 268 (51 mm) none could be found in abnormal positions. In the degree of its development this specimen represents a *R. batis* of upwards of 70 mm, i. e., a young skate.

never a small one. In No. 454 it is not far short of being one in every three of the total. In another embryo (No. 657, 21.5 mm), in which the germ-cells of rather more than one hundred sections were counted, nearly 50% were abnormally placed. In *R. batis* 627 (28.25 mm) the figures can be given in greater detail. Here again no attempt has yet been made to estimate the total of the germ-cells, but only those in a number of consecutive rows of sections have been counted.

Table 2. *Raja batis* No. 627, slide 4.

Row	1	in	33	sections	1	abnormally	placed	2	normally
"	2	"	33	"	2	"	"	7	"
"	3	"	39	"	2	"	"	15	"
"	4	"	33	"	11	"	"	14	"
"	5	"	33	"	11	"	"	26	"
"	6	"	35	"	10	"	"	33	"
"	7	"	36	"	10	"	"	25	"

In 7 rows containing 242 sections there are 47 abnormally placed and 122 normally placed germ-cells. That is to say, among 169 germ-cells there are nearly 28% in abnormal situations!

At a later stage very similar figures will be given for embryo No. 448. These embryos have not been chosen for description, because of any high percentage of abnormality, such as this. Their germ-cells were wholly or partly tabulated, because the embryos were perfect specimens, with germ-cells so sharply defined by the staining, that an enumeration of them was comparatively an easy, or, at any rate, not too difficult a task.

In fine, in all my embryos of less than 45 mm, and more than, say, 6 mm, preserved in various years from 1889 to 1899, it is not an exaggeration to say, that not a single one of them has the whole of its germ-cells anywhere near the "germinal ridges". The number of such embryos, of which I possess complete series of sections of the trunk, is not less, probably more, than two hundred.

It is, of course, out of question, to describe, or even to examine carefully, all of these embryos within an even moderately long period. Only typical cases can be taken; and, that even the above three are such, at any rate for the sizes dealt with, may be gathered from the circumstance, that in any one of them all, or practically all, the "abnormalities", found in the others, or in any one of more than thirty others, may be seen.

It is not unknown, that germ-cells may occur in places other than the germinal nidus. BALFOUR ('78, p. 131) was the first to record their presence "outside the segmental ducts and segmental tubes", and, occasionally, "in a part of the mesoblast, which distinctly belongs to the body-wall". Later a portion of them was described by RÜCKERT ('88) as lying within the myotomes, and more particularly within that portion of the segmented mesoblast, to which he applied the term nephrotome.

HOFFMANN and PRENANT also describe them in abnormal positions.

More recently, RÜCKERT's finds have been commented upon and confirmed by RABL ('96), without any definition of a wider extension of their occurrence. Indeed, the latter author is inclined to minimise the abnormalities found. He admits (p. 754), that now and again "versprengte Keime" may be met with in quite abnormal situations, which have not the remotest connection with the development of the sexual organs. He admits this, but one does not gather from his description, that he has noted any such instances. Moreover, he states that such cases are rare exceptions, as such immediately recognisable, and "sie erschüttern die Regel nicht".

RABL's homily is directed against the pathologists, who are disposed — and, as will be seen, rightly so — to attach very great and grave importance to such "lost germs".

The tables already given sufficiently emphasize the wide divergence between RABL's finds in *Pristiurus* and my own in *Raja*. Without for a moment suggesting, that the percentage of abnormally placed or "lost germ-cells" may be as high, or anything like as high, in *Pristiurus* as in *Raja batis*, I must none the less be permitted to express my doubts as to the validity of RABL's sanguine conclusions. Stain an embryo with carmine or haematoxylin in the ordinary ways, and it becomes a difficult matter to find "lost germ-cells". At any rate, they are then easily overlooked. Treat the same embryo with HEIDENHAIN's haematoxylin, and a very different picture of affairs is the result.

The writer had studied skate-embryos for years, before any considerable number of "lost germ-cells" arrested his attention. Moreover in *Scyllium canicula*, a form closely allied to *Pristiurus*, such "lost germ-cells" do occur; though, so far as I have yet seen, they are not as numerous as in *Raja* <sup>1</sup>).

1) *Pristiurus* is no exception. In *Scyllium*-embryos they have been

In the sequel it will be difficult to put a limit to the extension of "lost germ-cells" within the embryo. Even in the present embryo No. 454 within the genital region of the body, i. e., over the trunk from a point some little distance posterior to the commencement of the nephridia and as far back as the cloaca, they may occur almost anywhere ventrad of the notochord.

With BALFOUR I have met them near the nephridia, within these, or in, or on, the epithelium to their outer sides. Like RÜCKERT and RABL I recognise their occasional presence in the myotomes. But neither the number of those within the myotomes, nor of those in or about the nephridia, in other words, not the whole of those within the segmented portion of the mesoblast of this embryo — or for the matter of that in any other of my embryos of *R. batis* — is sufficiently large to allow of the statement, that any considerable portion of the germ-cells is segmental in arrangement.

In the segmented mesoblast of embryo No. 454 the number of germ-cells is very small, only 2 are specially noted in my list as occurring in this region. It may be added, that the number is larger in younger embryos.

Of vastly greater importance as the seat of germ-cells is the splanchnopleure. This is true of no restricted portion of it; but, in addition to the "germinal ridges", it applies to the whole of the peritoneum of the mesentery and to that covering the gut. As shown in table 1, there are no fewer than 110 germ-cells at various points on the mesentery, and this number is out of a total of 512. In addition to these there are also some 12 or so within the mesentery at so considerable a distance from the "germinal ridges", that they cannot be said to have any connection with them<sup>1</sup>).

No point on the mesentery, or on the peritoneum of the gut, is exempted from the attentions of such germ-cells. Were one to draw a schematic transverse section of the embryo to scale, and then to mark out on the mesentery and peritoneum of the gut the points, at which in various sections the various germ-cells in question were placed, it appears certain, that in the diagram no single bit of the splanchno-

---

found in many specimens taken directly from the sea-weed (*Halidrys siliquosa*) on the shore at low water, and preserved the same evening, or next morning. That is to say, these embryos were in no sense "artificially reared", like those of *Raja* and *Pristiurus*.

1) Germ-cells within the splanchnopleure and within or near the region of these ridges are classified as normal.

pleure would be free of them<sup>1</sup>). The majority of them certainly lie higher than, that is, dorsad of, the level of the gut. There is, however, one place on the splanchnopleure, which is very frequently occupied by one or two such germ-cells. This is the ventral side of the subintestinal vein or veins (Figs. 16 and 21). A single one, or sometimes two such germ-cells side by side are met with so often, that one is bound to notice it. Comparing such cells and their position with the normally placed germ-cells and their location in the so-called "germinal ridge" and just outside the posterior cardinal sinus, one is struck by the similarity. In both each germ-cell stands within a more or less regular epithelium, a portion of the splanchnopleure, and immediately to the inner side a nutrient blood-stream courses by, in the one case the posterior cardinal, in the other the subintestinal vein<sup>2</sup>).

On the somatopleure the "lost germ-cells" are much rarer, and this is the case more especially in embryos of 18—20 mm and upwards. As far as can be made out from my notes there are less than a dozen in this situation in No. 454. In young embryos of 10 mm and under they are far more numerous. Sometimes one is found on the somatopleure right opposite the subintestinal vein, i. e., on the extreme ventral portion of the somatopleure (Fig. 11). Nine sections further on than this there was another in exactly the same position. This is a little fact of possibly greater significance than is apparent on the surface.

When, lastly, the body-cavity itself is mentioned as a place, in which such free and uncontrolled germ-cells are met with, the list of their occurrence in the present embryo has been about exhausted. Those found in the body-cavity of No. 454 are all depicted in Figs. 38 to 48. Here, except that shown in Fig. 40, the coelomic germ-cells are obviously in a degenerate condition. But the one depicted in Fig. 40 is also in degeneration, for FLEMMING has pointed out, that diminution in size is one of the most characteristic features of the degeneration of germ-cells ('85, p. 237).

---

1) The like is true of RABL's form, *Pristiurus*, at certain periods, as may be demonstrated by figures on a subsequent occasion.

2) It is an interesting question, whether the posterior cardinals arose in connection with the lodging of the germ-cells, or whether the latter attached themselves to the already existing veins. The genital sinuses of later periods appear to be nothing more than local dilatations of the cardinals.

Possibly in the number 8 the total of those to be classified as free in the coelom has not been given. There are others, which are stuck on to, or just touching the "germinal ridge", without being even partly within it, and these, like Fig. 20, have been classed among the normal ones. They are not very numerous, neither, strictly speaking, are they rare. They also occur applied to, but not within, the peritoneal epithelium of other places. Possibly in earlier phases these one and all were free in the body-cavity. Here it may be added, that the accidental occurrence of such a free germ-cell in a single section has never in the course of the work — except in the case of Fig. 35<sup>1)</sup> — been deemed to justify the record of the germ-cell and its peculiarity of position etc.

It has been invariably laid down, that such a free germ-cell must be present in at least two, if possible in three or four, consecutive sections, and in the like position in them all.

## II. The Distribution of Germ-Cells in earlier Embryos.

The account of the arrangement of the germ-cells in an embryo of 32 mm, at a time, when the so called "germinal ridge", or, as I should prefer to call it, the germinal nidus, is well developed and prominent, may have prepared the reader for still more remarkable finds, concerning the various positions, taken up by germ-cells at earlier periods of the development. Had the description commenced with these, it is to be feared, that the account would have been received with doubt and misgiving.

In the embryo already described not a single one of the cells, classed as germ-cells, could be taken to be anything else. The tyro in actual embryological research and the most experienced cytologist alike would at once and without the slightest hesitation admit their germ-nature<sup>2)</sup>. And in this embryo we have witnessed a very wide distribution of germ-cells, such that nearly a third of them are far removed from the orthodox "germinal ridges".

This condition will be found to be still more accentuated in earlier embryos, where, with a few trifling exceptions, there is hardly a single organ in the whole body, which is free from possible "infection", or from the invasion of germ-cells.

---

1) This figure could be replaced by others, showing germ-cells in the like position and in two or more consecutive sections.

2) The degenerating cells, shown in Plate 44, are excepted. The discussion of their germ-characters is postponed to a later section.

### III. The Germ-Cells of Embryos of 10—12 mm.

Many such embryos have been closely examined, and, though no two are exactly alike in detailed characters, the sum-total always comes out to much the same result. Three only need concern us here. They are *Raja batis* Nos. 402, 410 and 419.

**Characters.** Of the characters of embryos of this period two may be named. There are from 90 to 106 mesoblastic somites and five branchial pouches. Of the latter either two or three are open to the exterior. Such embryos, therefore, correspond to those of *Pristiurus* with 55 to 70 somites.

*R. batis* No. 410 (10 mm) was preserved in FLEMMING'S solution. The stain was borax-carmin. Although the yolk-plates are only tinged brown and rarely blackened, the germ-cells stand out very clearly. This is at least as much due to their clear glassy protoplasm as to the contained yolk.

The figures from embryo No. 410 are Figs. 10, 11, 13, 16 and 19.

The germinal ridge or nidus is not yet represented as a distinct structure, and, therefore, at first sight one is at a loss to say what should and what should not be regarded as a normally placed germ-cell. In my tabulation of them a rather broad view of the normal germ-region or nidus has been taken. All those germ-cells, which lay anywhere near the future genital region, were considered as normally placed.

It has all along been far from my mind to exaggerate in the very least the abnormal situations of germ-cells; on the contrary, in order not to minimise the effect of undoubted finds, the tendency has been to diminish or depreciate somewhat the observed abnormality.

Nature herself, however, so augments the abnormalities of their occurrence, that these, while they have never ceased to be remarkable and to excite wonder, have transferred the anomaly to another sphere, namely, to what we have hitherto deemed to be the rule. It is what one, what RABL in his recent work, terms the rule, which is unnatural and irregular, and not the conditions seen in my embryos!

In embryo No. 410 those germ-cells were counted as normal in position, which were near the future germinal bed, and also those within the myotomes and mesonephric tubules. In the two latter there were very few — hardly any in fact. As normal were also included those within, i. e., to the inner side of, the splanchnopleure.

The enumeration was difficult, for the germ-cells were often very

close together. Correctness has been aimed at, and care taken, but the result is given rather as an approximate estimate than as an enumeration.

In the rather wide sense indicated above there are 205 normally placed germ-cells in this embryo. In No. 454 there were 349. The difference might be accounted for by cell-divisions, but these cannot be admitted. Though all three embryos, Nos. 402, 410 and 419, are full of mitotic figures in other cells, not a single one has been met with in a germ-cell.

But now, what of the abnormally placed germ-cells?

Confining our attention first of all to those in situations, similar to the places noted in embryo No. 454, the resulting count does, indeed, give most remarkable figures. Figures they are, which almost do away with the existence of abnormal germ-cells! On the mesentery, including the whole of the splanchnopleural covering of the gut, there are in all — only 7! Of these 3 were close together in one section. 7 as against 110 in embryo No. 454! In other abnormal situations there were again only 7, as against 45 in No. 454!

The total of all the germ-cells so far recorded for embryo No. 410 is 219. In embryo No. 454 there were 512. Where are the odd 300 or so? It cannot be supposed, that they are not yet in existence<sup>1</sup>).

Attention may be directed to the remarkable dearth of germ-cells in the splanchnopleure, covering the gut and forming the mesentery. Here there are in all only 7, of which 3 are in a single section. Their almost complete absence here is very significant.

When one carefully studies skate-embryos of this period, it is found, that many of the germ-cells, instead of reposing in abnormal positions on the splanchnopleure, are underneath it. More, they are in process of wandering upwards between it and the hypoblast. The latter, it may be added, is still open to the yolk over a considerable area. There is no figure in the plates of such a germ-cell from this embryo. But Fig. 24 from a younger embryo may be taken as a good example. (Compare also text-figure C, page 666, Fig. 7 A—D, and Fig. 28.)

It has been quite out of question to attempt to depict all such sub-splanchnopleural germ-cells. In early embryos of 6 to 12 mm

---

1) The supposition is, perhaps, easy, the proof of its correctness is, however, impossible. From finds, made since writing the above, it is probable, that embryo No. 410 was a potential male, the maximum number of whose germ-cells would be 255.

their name is legion. Comparison of these cells (Fig. 24) with the normally placed germ-cells of Plate 43 shows complete agreement. The general question of the germ-nature of this and of other and larger cells will be discussed in a subsequent section, and the powers of amoeboid movement, possessed by germ-cells, will be referred to.

Thus, then, some of the missing germ-cells of the mesentery are accounted for. Others of them are doubtless represented by such cells as those in a like position depicted in Figs. 29 and 36. These differ from that of Fig. 24 in size. The difference, however, is bridged over by such instances as those shown in Fig. 26. These cells again lie between hypoblast and splanchnopleure. The 4 cells of Fig. 26 have obviously arisen by 2 or 3 divisions of one such cell as that shown in Fig. 29, or in Fig. 36<sup>1</sup>). The result has been four germ-cells of about the normal size (0.02 mm).

Wandering germ-cells are very often of larger size than this.

In addition to these subperitoneal germ-cells there are also others in embryo No. 410 within the gut-epithelium. Cases of this kind occur in all embryos up to those of 20 mm or so. Two such are shown in Figs. 30 and 31. Sometimes, as shown in the figures, they are of the average size of normal germ-cells, at others they exceed this, and resemble those of Figs. 29 and 36<sup>2</sup>).

The aberrant germ-cells of the hypoblast and the sub-splanchnopleural ones also occur in this embryo and in all other young embryos in front of the future genital region. Nay, they extend far forwards — through the pericardial region, where they are often abundant, as in *R. batis* Nos. 402 and 634 (Fig. 8), and into the gill-region<sup>3</sup>). But with one trifling and easily explicable exception — to be commented upon later on — they have not been found in the caudal region.

In Fig. 13 a rarer seat of aberrant germ-cells is depicted from embryo No. 410. The germ-cell of this figure lies in the ventral epiblast of the posterior branchial region. Assuming that all these cells are germinal — a question for subsequent discussion — the mere record of the places of their occurrence must be becoming somewhat monotonous to the reader. It would be a matter of ease to spin out

1) The cell of Fig. 36 = 16 primary germ-cells of 0.02 mm.

2) Until the embryo is upwards of 40 mm in length, the average diameter of the germ-cells is 0.02 mm. More rarely such cells possess in the resting phase a diameter of 0.036 mm (Fig. 8).

3) Compare EIGENMANN'S finds ('92 and '96) to be referred to subsequently.

the description, by detailing the many individual cases from different embryos, recorded in my notes.

Again accepting the germ-nature of these cells as certain, the reader will, perhaps, be ready to believe, that they may occur almost anywhere in the embryo. There are, indeed, very few places and organs in the trunk and in the head, in which germ-cells have not been encountered. No attempt has been made to enumerate the total in any single embryo. The reasons being 1) that from an early period many of them may show signs of abnormality, i. e., of becoming pathological, as will be detailed later on, 2) because it is often difficult to estimate how many normal resting germ-cells some particular cell may represent, and 3) because there are always some between the germinal layers outside the embryo, and the whole of these could not be taken into account in embryos separated from the yolk-sac, as all mine were. Possibly, nay, almost certainly, there are in early stages still others in the upper part of the yolk-sac itself.

*Raja batis* No. 419 (10.5 mm) is very like the preceding embryo in the pictures it yields of the germ-cells. It was also preserved and treated in the same way. No record of its normally placed germ-cells has been made, but there are many notes of large and small (0.036 and 0.02 mm) germ-cells in very varied situations. In the neighbourhood of the pericardium there are many such — a find one makes in most, if not in all, skate-embryos of this period. There are several under the epiblast of the pericardial region, and a single one among the cells of the vagus-ganglion near the medulla. In the posterior pericardial region there is one in the epiblast of the yolk-sac near the embryo. Not far from this a single germ-cell and a group of such are encountered under the epiblast outside the embryo.

Further back in the abdominal region two large ones are present in the somatopleure, as well as many underneath, or in the splanchnopleure. In Fig. 22 a vagrant germ-cell from this embryo is depicted. It lay just beneath the epiblast and below the segmental duct.

In *Raja batis* No. 402 (11 mm), preserved like the foregoing, the number of germ-cells in normal positions was counted as 177. Those in other places, more especially the large ones of nearly 0.04 mm, are fairly numerous. They begin sporadically in the head-region, where there are two (query — the products of a mitosis?) to the inner side of the third head-somite. Two others are near the fourth ventricle in the mesoblast.

From my notes it may once more be gathered, that there are

many in the pericardial region in situations, similar to those described in the preceding specimen, and there is at least one in the epiblast.

In the commencement of the abdomen they crop up in numbers in the mesoblast. Just in front of the pronephros there is a big group of them, attached to the outer or coelomic side of the splanchnopleure, near the point where this passes on to the yolk-sac. There are at least 16 cells in the group, and it is shut off from the body-cavity by a capsule of flattened peritoneal cells. Rather further back than the front end of the pronephros, and in the region between the first and the second normally placed germ-cells, there is a similar encapsuled group.

Still further back in the genital region my notes give no details beyond the fact, that there are many wandering germ-cells between the layers. Most of these are connected with the splanchnopleure, being either on or beneath it. The large ones are very abundant in this embryo in front of the actual genital region, while those met with in the abdominal region seem to possess a preference for the splanchnopleure, or its neighbourhood — a point, possibly, of import.

#### IV. The Germ-Cells of Embryos of 6—8 mm.

There are several figures from an embryo (No. 393) of 6.5 mm, and this may be referred to as representative of many embryos of 6—8 mm examined. The figures are Figs. 23 to 27, 29, and 34 to 36.

From an extensive table of classification of skate-embryos it may be gathered, that on the average an embryo of 6.5 mm possesses 55 to 60 somites and either two or three branchial pouches, the latter number being present with 60 somites. Embryos of 7 to 9 mm possess 65 to 88 somites and either three or four branchial pouches.

In embryo No. 393 the number of normally placed germ-cells is at an extreme estimate 165. This number is the very utmost, and it is probably exaggerated. As to the remaining ones they occupy positions very like those described in the three preceding embryos. Thus, there are notes of their occurrence in the gut-epithelium, in the splanchnopleure, under it, and in many other places. There is one in the gut-cavity. There are two fine large amoeboid ones between splanchnopleure and gut, others appear here and there in like positions. The peculiarity of these two is that they appear to be multinucleated. This is again of importance.

Of the figures from No. 393, Fig. 27 shows two aberrant germ-cells in the pericardial region between epiblast and mesoblast. Tak-

ing account of the magnification (750 diameters), they are of the normal size. In this embryo there is much yolk in the epiblast, little or none in the pericardial cells. The former layer is not yet doubled. A few sections further on there are two others in a like ventral position. In Fig. 29 there is depicted a large amoeboid germ-cell between splanchnopleure and gut. Fig. 23 furnishes an example of a germ-cell, lying at the extreme ventral limit of the peritoneum. Fig. 24 is taken from a transverse section, just posterior to the pronephros, and in it a germ-cell, migrating between splanchnopleure and gut, is seen. In Fig. 25 there is one partly encapsuled within the gut-epithelium. Fig. 26 depicts a group, formed by two divisions of a larger one; it lay in the position of that shown in Fig. 24.

Two others, lying beneath the epiblast of the pericardial region, are shown in Fig. 27. Fig. 29 may be compared with Fig. 26. It demonstrates<sup>1)</sup> a phase, previous to the two divisions, which resulted in the four cells of the latter. The position of this large cell is the same.

The germ-cell of Fig. 34 lay just beneath that shown in Fig. 25, and in the same section. It is drawn in the act of migrating through the splanchnopleure. The example, found in Fig. 35, was found free in the body-cavity.

Lastly, Fig. 36 represents the third of five sections through a large germ-cell, lying between gut and splanchnopleure.

### V. The Germ-Cells in an Embryo of 14 mm.

The embryo, *Raja batis* No. 634, was difficult to measure owing to its curvature. It was estimated to be about 14 mm, but possibly it slightly exceeded this.

Externally. 5 gill-clefts were indicated, possibly a 6th pouch is present internally. The beginnings of external gills were seen on the 3 anterior branchial arches. 122 somites were counted, but this number is not guaranteed to be correct.

The description of an older embryo has been reverted to, because in at least two important points it presents a marked contrast to those just considered. The normally placed germ-cells of this embryo, which is a remarkably fine one, have not been counted. The wander-

---

1) The cell of Fig. 29 is, however, the equivalent of 8, if not of 16, primary germ-cells.

ing germ-cells have many representatives. In the cranial region there is a single one, lying over the mid-brain beneath the skin. It is of the large variety, and 6 sections of  $\frac{1}{200}$  mm go through it. Further back there are many others, especially in the pericardial region. A section through a group of such is shown in Fig 51.

It is characteristic of many of the cells of these groups in this embryo, and in others also, that they hang together, i. e., that they are incompletely separated. Moreover, many of the larger ones are multinucleated, and careful examination under the ZEISS 2 mm apochromatic lens has convinced me, that the nuclei have a definite concentric arrangement, taking the form somewhat of a spiral. Further consideration may be deferred to the general part of the paper. It has already been described by RÜCKERT in his "megaspheres".

The largest of the aberrant germ-cells of this embryo resemble in size that shown in Fig. 36. Others of them are smaller, and more like that of Fig. 18, and the remainder are of the average size of normally placed germ-cells. That is to say, the wandering germ-cells represent the products of at least three different cell-generations.

Though often found in certain germinal layers, they are not there as members of such. They may be in a layer, but they are not of it. Very often they are, as in other cases, between the layers, or applied to one without being really in it, or, lastly, they may be encapsuled.

The final point of importance is, that in the actual genital region of this embryo the germ-cells are represented by 1) those normally placed, 2) some in the gut-epithelium, and 3) such cells as were met with in embryo No. 454 (32 mm).

Here in the permanent genital region there is a complete absence of any between splanchnopleure and hypoblast, wandering upwards into the embryo. This process, so characteristic of embryos of 6 to 11 mm, has now ceased.

## VI. The Germ-Cells of Embryos of 21—22 mm.

Embryos of this period present the following external characters. All the gill-clefts are open to the exterior, the spiracle is still elongated, and there are short external gills on the three or four anterior branchial arches. The paired fins are small, and there are as yet no traces of the dorsal unpaired fins. The lateral line does not extend beyond the gill-region. The choroid fissure of the eye is still open,

the nose is a rather wide pit, and the auditory organ is a simple vesicle. The upper jaws have not yet begun to form. The development of mesoblastic somites has almost or quite ceased, and their number varies from 144 to 150. The latter number seems to be the final limit. The neurenteric canal is either just closed or closing.

The two embryos to be described are *R. batis* No. 441 (21 mm) and No. 453 (22 mm). It is possible, that they were sister-embryos, for both the eggs were obtained on March 25th, but embryo No. 441 was killed on July 15th, embryo No. 453 on July 30th. As will be seen, the two embryos are very much alike in the number and distribution of their germ-cells.

In *R. batis* No. 441 the first normal germ-cell is met with in the pronephric region, a find recorded by RABL. Then for about 80 sections there are no others, with the exception of 2 in abnormal situations. Then a single one is again met with, and after some 25 sections there are 4 others. From this point for some distance caudalwards they are met with in greater numbers and in practically every section. In the following 7 rows of sections, containing from 25 to 30 sections in each row, there are from 15 to 25 normally placed germ-cells in each row. Then they rapidly decrease in number, and in the hinder part of the abdomen there are very few. In the last 4 rows (embracing about 150 sections) there are only 25 germ-cells all told.

The total number of normally placed germ-cells of this embryo is very small, being only 126. Other 18 were counted as situated on the mesentery, i. e., in the splanchnopleure ventrad of the germinal nidus; 8 were within the mesentery, and 9 were found in other places. The total is 161.

Of the vagrant germ-cells 2 were applied to the germinal nidus without being in any sense within it, 2 were on the subintestinal vein, 2 were in the somatopleure, 1 was free in the cloacal cavity, 1 was in degeneration, and the remaining one was a germ-cell on the splanchnopleure of the yolk-stalk outside the body of the embryo and just beneath the vitelline vein.

Near the germ-cell just spoken of, and 2 sections further forward there was a "concentric corpuscle" on the opposite side, lying in the splanchnopleure close to the subintestinal. This may be interpreted as a degenerate germ-cell. There was also another such corpuscle in the aorta at the extreme end of the abdomen. These 2

bring the total to 163. No germ-cells were noted in the segmented mesoblast in this embryo.

In this and the succeeding embryo the wandering cells (megaspores) have not been counted, indeed, nothing in front of the pronephros has been included.

The distribution of the germ-cells in No. 441 will be commented upon after the record of those found in No. 453.

In the latter there were no germ-cells in the pronephric region, in fact, there were none noted in front of the region of their greatest aggregation. Here the germ-cells gradually increased as one passed backwards; and, after culminating, they gradually tailed off, but extended almost to the cloaca.

120 normally placed germ-cells were counted. There were 26 on the mesentery or splanchnopleure, only 5 within it, and 8 in other places. Of these 5 were free in the coelom, one of them being applied to the germinal nidus, and 2 were in degeneration. Another one formed a simple "concentric corpuscle", one was in a nephridial tubule, and the final one was in degeneration between splanchnopleure and gut.

The total is 159, almost the same as in the preceding embryo. It should be mentioned, that here and there some of the sections (usually single ones) are spoilt or deficient, and hence the count is possibly not a perfectly accurate one.

But the comparison of the two embryos is very interesting:

Germ-cells	<i>R. batis</i> No. 441	<i>R. batis</i> No. 453
Normally placed	126	120
On mesentery	18	26
In mesentery	8	5
Elsewhere	11	8
	163	159

The table reveals a very striking resemblance between the two embryos in the absolute number and in the distribution of their germ-cells. This is partly accounted for, perhaps, by their similarity in general characters and age; moreover, as already stated, they are possibly sister-embryos<sup>1</sup>).

When compared with No. 454 (32 mm) or No. 488 (26 mm) the following features are brought out. Relatively, the number of germ-

1) More probably brother-embryos with maximum number of 255 germ-cells.

cells in the germinal nidus is very small, and there are very few on the mesentery and within it. Many of the missing ones may be in other parts of the embryo or in the yolk-sac. But actually engaged in wandering there are few, the paucity of those on and in the mesentery pointing in the like direction. In these respects the contrast between the two embryos and No. 448 is very marked. Unlike No. 454 neither of the two embryos contains a number of germ-cells derivable from synchronous divisions of one or two cells.

In these cases we possibly have an indication, that, even when the wandering is finished, not all embryos contain the like number, or even an approximation thereof, of primary germ-cells<sup>1)</sup>.

### VII. The Germ-Cells of an Embryo of 26 mm.

Embryos of 25 to 27 mm possess the following external characters. There are small external gills on all five branchial arches; the unpaired fins, which first appear in embryos of 24 to 25 mm, contain no mesoderm; the lateral line extends a short distance and for not more than a fourth over the pectoral fins; the spiracle is still elongated; there are no signs of an upper jaw; the nose is a simple pit.

*R. batis* No. 448 measured 26 mm in the preserved condition. A few germ-cells were encountered in the normal position, but at the extreme anterior end of the abdomen, and some distance in front of the pronephros. Of these one or two were of about 0.036 mm, or double the normal size.

Apart from these there was a whole contingent, representing perhaps a couple of dozen, in the liver. Some of these were of large size, i. e., from 0.036 up to 0.05 mm, and many of them were multinucleated. They lay in part between the splanchnopleural and hypoblastic portions of this organ, and extended thence inwards along the line of these two layers, and then downwards between gut and splanchnopleure in the yolk-stalk.

In all my collection (of embryos of 25—27 mm there are sections of not fewer than 12)<sup>2)</sup> this is the only instance, in which such germ-cells have been seen in the liver. But no close search has been

---

1) From more recent and as yet unpublished researches it is probable, that these two embryos were potential males with a maximum number of 255 primary germ-cells.

2) In 1900.

made. Evidently these germ-cells, along with those previously mentioned as in the normal position but far in front of the germinal nidus, have followed or are following the usual germinal path, but at a point too far forward.

The normally placed germ-cells appeared gradually, increased in number, and then as gradually tailed off. Ignoring differences in the number of sections in the various rows, they were met with in the following numbers in 22 rows of sections: 1, 1, 7, 3, 8, 19, 20, 20, 27, 26, 26, 19, 23, 22, 22, 18, 15, 10, 12, 5, 7, and 1. The total = 312.

At various points of the mesentery (splanchnopleure) other than the germinal nidus there were 120, within the mesentery 47, and in other parts of the abdominal cavity 11. The complete total is 490, excluding those previously mentioned in front of the germinal nidus and in the liver.

The 11 classed as "found elsewhere" were, as in other cases, mostly free in the body-cavity at some point or other. 4 of them were obviously in degeneration. 4 others were free in the body-cavity, and of the remaining three a single one was attached or applied to the somatopleure, but not in it, one was similarly applied to the splanchnopleure, and one was under the latter layer.

The comparison with *R. batis* No. 454 is shown in the following table:

Germ-cells	<i>R. batis</i> No. 454	<i>R. batis</i> No. 448
Normally placed	349	312
On mesentery	110	120
In mesentery	10	47
Elsewhere	35	6
In degeneration	8	5
	512	490

The number and distribution of the germ-cells in embryo No. 448 are thus seen to be very like what was found to obtain in embryo No. 454. There are differences, as was to be expected, and while in the latter embryo the total represents the exact theoretical progeny of a certain number of synchronous divisions of one or two original cells, in the former embryo there is a deficit of 22 germ-cells. But this is quite made good by the couple of dozen vagrant germ-cells found in the liver.

### VIII. The earliest History of the Germ-Cells in Embryos.

Much time and material and considerable pains have been devoted to the interesting, but difficult, task of tracing the germ-cells to the earliest phases in the formation of the embryo.

Apart from EIGENMANN, who records their presence in a Teleostean fish, *Cymatogaster*, before any mesoblastic somites are formed, the investigator, whose account of them goes to the earliest period, is Prof. C. RABL. He found them in *Pristiurus* in an embryo of 18 somites.

Judging from the few — barely half a dozen<sup>1)</sup> — embryos of this form in my collection, *Pristiurus* appears to be a favourable object for their study. In these the germ-cells seem to be fewer in number than in the skate, and they exceed the ordinary somatic cells in size to a greater degree than in the latter<sup>2)</sup>.

In *Scyllium canicula*, in which this contrast is not so marked, the first germ-cells can be traced to embryos of 12 somites. Their number, however, is very small. For work of this sort *Scyllium* is more favourable than *Raja*, because the yolk in its somatic cells becomes diminished, and, perhaps, disappears, much sooner than in *Raja*. Indeed, the circumstance, that the yolk in the somatic cells of *Raja* is as abundant as in the germ-cells in early embryos, i. e., those with open or closing-in medullary folds, renders it impossible to distinguish the one sort of cell from the other by this character. By careful measurements of cells it would, I am convinced, be possible to find distinctions. As will appear anon, in still earlier periods, as well as in later ones, the germ-cells are larger than those engaged in forming the embryo. Such measurements have not yet been carried out in blastoderms, in which there was any degree of embryo-formation. They would, it will be admitted, be rather tedious to make.

When the attempt to trace them in, i. e., within, the very earliest embryos of *Raja* failed<sup>3)</sup>, attention was directed to the later phases

---

1) In 1900.

2) Since writing the above the average total of 127.3 germ-cells has been found in 13 embryos of *Pristiurus*. In the same form the germ-cells vary in size between 0.018 and 0.02 mm. BALFOUR ('78, 1, p. 131) found their sizes to be 0.016 to 0.036, but he does not name the species to which these measurements refer.

3) Failed, because a thing cannot be found in a certain place, when it is not there! In a later section it will be demonstrated, that

of the cleavage, and to the period, when the first traces of an embryo were beginning to be laid down. This was done, in the hope, that something more might be elucidated, or that, at any rate, some starting point for a new attack of the problem might be gained.

The result was far more favourable than might have been anticipated. Important new facts were unearthed, but not for a moment will it be maintained, that with them the subject has been completely exhausted in *Raja*.

With a considerable degree of certainty the germ-cells of *Raja* can be carried back to the later phases of the cleavage. Here in the meantime this chapter of their history must be closed. To go back to still earlier phases, to make out definitely, in which of the divisions of the segmenting egg the primary or ancestral germ-cells take their origin, would naturally entail the working-out of the whole cleavage from the beginning.

I confess to a strong desire to do this. The material is probably partially in my possession; and, at any rate, no great difficulty in obtaining it would be experienced. To attempt it now would be to delay the publication of the work for some considerable time; and, though the resulting finds might be of general embryological and cytological interest, they might add nothing to the importance of the facts already made out.

### IX. The Germ-Cells in the Pre-embryonic Period.

In the course of the research two facts, not already referred to, pressed themselves into notice. As they afterwards became associated with a third fact, concerning a peculiarity of certain cells of the later cleavage, and as they help to elucidate this, they may now be mentioned.

In some of the germ-cells of certain embryos, thus in that figured in Fig. 10 from embryo No. 410, the nuclei presented a very remarkable doubled appearance. A sight of this was sufficient to recall RÜCKERT'S ('95) and HACKER'S ('96) discoveries of the persistence in a separate condition of paternal and maternal portions of the nuclei of certain cleavage-cells. Until this was encountered in the skate no thought of its possible existence here ever entered my head. It was

---

at this and earlier periods the germ-cells are not within the embryonic foundation, but either in the blastoderm, or in early stages of their wanderings into the embryo.

noted in a great many cases, more especially in the earlier embryos of 10 mm and under. Later on it seems as a rule to disappear, although, as will presently appear, it may crop up again in a new form. There is only one figure (Fig. 10) showing it in the plates: most of the figures having been drawn before the phenomenon was noticed. Moreover, it will be obvious, that the duplication will be visible only when the section passes through the nucleus in a certain plane. The discovery, which there need be no hesitation in identifying with the finds of the aforesaid investigators, also served to throw light on certain figures of degenerating germ-cells, previously drawn. These are Figs. 38 to 47 on Pl. 44. They are described in a subsequent section. Here it need only be noted, that they serve to show an independence of the paternal and maternal parts of the nucleus in degenerating germ-cells from an embryo of 32 mm.

Among my sections there are nearly a dozen sets from the segmentation. Of these the two, which immediately precede the formation of the embryo, have been of service. They are of different ages. The one (No. 422) is of the period, just prior to the so-called invagination; the other (No. 434) is just after its start.

Even in the more extensive material of *Scyllium* of about this period I have never been able to convince myself, that the "tucking-in" at the posterior end of the blastoderm in Elasmobranchs is comparable to an invagination. One might with more propriety term the tucked-in portion of the blastodermic rim a "primitive streak". It is a growing zone, made up of actively dividing cells, from which certain parts of the future embryo are being proliferated forward. As is well known, if one except a hypoblastic portion, from which the proliferation is taking place, these parts are what is usually termed mesoderm <sup>1</sup>).

In longitudinal section it is seen, that the roof of the blastoderm is composed of a columnar epithelium. Anteriorly, there is a large mass of cleavage-cells, laded with yolk. Posteriorly, there is a roomy "germinal cavity" under the region of the future embryo. Under-

---

1) It would take up too much space and time to quote here various memoirs on the mesoderm of Elasmobranchs, or RABL's immense "Theorie des Mesoderms". The writer is not unacquainted with these, but the present writing is not intended to be in any sense a contribution to a knowledge of the "mesoderm".

neath is yolk. Figures of this period have been given by various authors<sup>1)</sup>.

RÜCKERT ('99) has recently surmised, that at the close of segmentation the smaller segments or cells represent the embryonic end of the blastoderm, whilst the larger ones lie in front. This appears to be so in the skate. In the two blastoderms referred to the cells of the anterior end are on the average considerably larger than those at the embryonic end. In the former area measurements show them to vary from 12 to 15  $\mu$ , and some are even 20. At the embryonic end the majority of the cells are under 10  $\mu$ . This is true of practically all the cells forming the "epiblastic" layer, and also of those of the proliferating zone already referred to.

But within the "germinal cavity" there are other cells, lying immediately under the region of the future embryo. There are usually several of these together, and sometimes they seem to lie in rather definite rows. Examples of these are figured in Figs. 49 and 50.

They are larger than any of the other cells of the neighbourhood, i. e., larger than those just mentioned. Their diameter averages 0.02 to 0.036 mm, that is to say their average size is that of primary germ-cells or the immediate forerunners of such. Moreover, though various phases of cell-division are encountered in nearly all the other and smaller cells of this region, they, and they only, are in a state of complete repose.

Nor is this all. The reader will have already noticed, that these cells present the phenomena of duplicated nuclei. This is true, not only of those figured, but also of the majority. From their size, absolute and relative, from their position and structure, it may and must be concluded, that these cells are germ-cells.

Whether there be others in the anterior part of the blastoderm is a point not yet satisfactorily determined. It is probably so; for, unlike RÜCKERT ('99), I do not consider the big heap of large cells in this region as largely a store, to be drawn upon, as the building-up of the embryo proceeds.

Occasionally one meets with multinucleated cells of large size — so-called "megaspheeres" of RÜCKERT — in the embryonic region of the blastoderm, that is, in the "germinal cavity", as recorded by

---

1) ZIEGLER, RÜCKERT, RABL, HIS, etc.

RÜCKERT ('87). These may be also present in other places. Their probable nature will be discussed in another section.

### X. The Germ-Cells in the earliest Period of Embryo-Formation.

Under this heading it is proposed to consider the distribution of the germ-cells at a time, when the parts of the embryo already apparent have no great extension. The period included embraces the interval from the formation of the first mesoblastic somite until about fourteen are laid down.

Embryonic foundations with 1 to 14 somites contain practically no germ-cells, or at most but one or two; and, therefore, one cannot properly speak of the germ-cells of "embryos" with any number of somites not greater than the above. In no instance, where there were less than 12 somites, have I found any germ-cells within the embryonic foundation. As, therefore, the germ-cells have not then commenced their migrations into the embryo, there would be slight gain to be obtained from detailed descriptions. Moreover, the conditions observed, apart from the total absence of germ-cells within the embryonic foundation, resemble those encountered in the example with 12 somites about to be described. That is to say, in these younger phases all the germ-cells are within the blastoderm.

In *Raja batis* No. 691 (2.66 mm) there appeared to be about 12 somites laid down. They were somewhat indistinctly made out, for the yolk on the underside of the blastoderm was not cleared away to to any great extent, because of the danger of removing other things with it. The medullary plate was spoon-shaped in form, measuring about 2.66 mm in the preserved condition. As shown in the two text-figures (A and B) the medullary folds are raised in section.

In the anterior part of the blastoderm in front of the embryonic foundation the large heap of cells of the pre-embryonic period is still represented. These cells are of much interest. Their sizes are those of "megaspores" and true germ-cells, that is to say, on an average about 0.05, 0.03, and 0.02 mm. There are very many of the latter size. Not only do they resemble normal germ-cells in size, but their appearance is the same, their cytoplasm has the like glassy character, they contain the like amount of yolk and the plates of this are of the sizes found in the normal primary germ-cells of later periods. Many of them appear to be in amoeboid motion. Multinucleated ones were

not noted in the present instance. The nuclei of some of the cells, at any rate, exhibit a duplication.

This mass of cells extends backwards under the head-region of the future embryo. In doing this it lies almost directly under the embryonic foundation, but more of it is massed to the right than to the left. As will presently appear, its backward extension is for some distance.

The first germ-cell encountered within the embryonic foundation is one in an abnormal position: it lies in the epiblast in the region, just where the gut begins to fuse with the top of the yolk-mass. Posterior to this the next one is a large one, like that marked *A* in

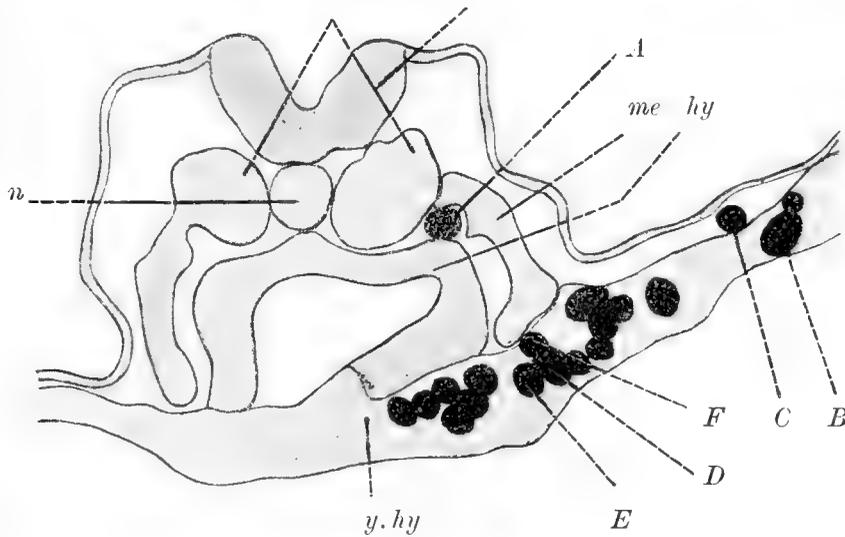


Fig. A.

text-figure A, and it lies at about the site of the future germinal nidus. A dozen sections or so further back there is a large "megasphere" of 0.05 mm lodged in the foundation of the nervous system, and bulging inwards from it.

The gut-cavity is now open to the yolk, and there are still none wandering into the embryonic foundation. In the fourth row of sections the mass of cells already referred to is still represented mainly to the right of the embryonic foundation. The seventeenth section of this row is that outlined in text-figure A. In the figure the boundaries of the various "layers" etc. are accurately depicted under low magnification, and certain cells to the right of the embryonic foundation are correctly represented by the black circles. For the sake of simplicity only the cells to the right are included in the diagram.

In the section of the embryo the following structures are seen:

the epiblast *ep*, the open medullary plate *n.s*, the notochord *n*, parts of two mesoblastic somites *p.v*, the unsegmented mesoblast *me*, which is not yet split into somatopleure and splanchnopleure, the definitive hypoblast *hy*, and beneath this the yolk-hypoblast *y.hy*, in and below which the cells depicted as black circles mainly lie.

Of the cells in question a small and representative selection has been drawn under the 2 mm apochromatic objective. From motives of economy they are not figured. There are 6 of these cells, labelled in the text-figure A *A* to *F*. These 6 cells are of the following sizes: *A—D* = 0.036 mm, *E* and *F* = 0.02 mm.

Comparison of these with any of the other drawings of normal primary germ-cells of later periods reveals the identity of the two. In other words, the cells labelled *A* to *F* in text-figure A, as well as those not lettered in the same figure, all possess the characters of normal germ-cells of about 0.02 mm or of the forerunners of such (0.036 mm). These are their average sizes, their supply of yolk is that characteristic of normal germ-cells, and their cytoplasm has the like glassy appearance. The little group of cells here described is a small portion of the mass already referred to as extending to the front end of the blastoderm. Of the cells lettered one, *A* in the diagram, lies well within the embryo and, moreover, on the site of the future germinal nidus. Its size, position, and characters are those of a normal germ-cell. Obviously, it has migrated to its present position along the space between the hypoblast and the unsegmented mesoblast. It may be concluded, therefore, that at a somewhat earlier epoch the cell *A* lay somewhere alongside its fellows of like characters, the other cells *B*, *C*, *D*, *E*, and *F*, and the remaining unlettered ones, beneath the embryonic foundation in the upper part of the blastoderm. Some of the other cells are obviously engaged in migrating upwards through the yolk-hypoblast towards the embryo. That labelled *C* has done this, and now lies between epiblast and hypoblast beyond, that is laterad of, the region of the embryo. As later phases will sufficiently reveal, *C* also is engaged in wandering into the embryo. Without doubt all these cells are germ-cells, of which only one has yet reached the termination of the germinal path.

Further back in other sections of the same row there is one such cell applied to the under side of the epiblast of the embryo. Beyond this the next one, which lies at all within the embryonic foundation, is at the very commencement of the germinal path, and following this another one is seen in the hypoblast of the definitive gut to the

left. With the final sections of this row the sub-germinal mass of yolk-laden cells has almost disappeared, but within the embryo there is one of these germ-cells in an unusual position under the epiblast.

In the 5th row of sections there are none actually within the embryonic foundation, but there is one germ-cell at the base of the germinal path to the left, and several others between epiblast and mesoblast on the blastoderm. In addition, several germ-cells of the larger size lie between epiblast and hypoblast of the blastoderm beyond the region of extension of the mesoblast. Much the same conditions prevail along the whole row of sections.

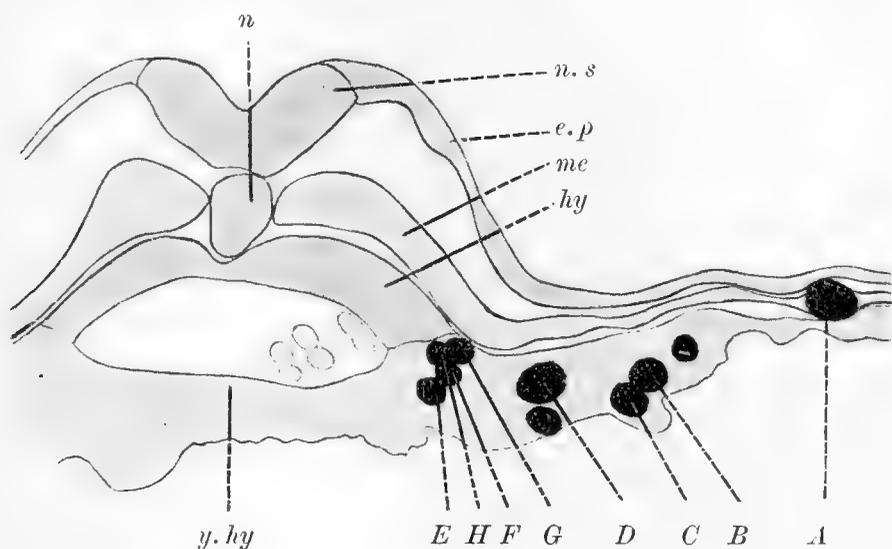


Fig. B.

In the 6th row of sections the embryonic foundation (text-figure B) is rapidly flattening, i. e., the hinder end is approaching. There are still many of the cells in question on the blastoderm between the yolk and the mesoblast, that is to say, at the commencement of the germinal path. At the end of the row there are some on the blastoderm at the top of the yolk, but their number is not large, and none of them lie between the yolk and the mesoblast. No part of the latter is now segmented. The conditions in this row are depicted in text-figure B. All the cells to the right except one are lettered and depicted under high magnification in Fig. 52 *A—H*, Plate 44. None of them lie within the parts of the embryo, and only one (*A*) is within the mesoblast. *A*, *B*, *C*, and *D* are of the average size 0.036 mm, that is, they have still two divisions to undergo to bring them down to the normal size of germ-cells. *E*, *F*, *G*, and *H*, on the other hand, resemble normal germ-cells not only in all their other characters, but also in size. From their relative positions, as shown

in the text-figure, they have probably recently arisen by mitoses of one of the larger "megaspores" of about 0.05 mm.

In the 7th row of sections the mesoblast is continuous with the hypoblast, and the notochord is fused with the latter. There are now only one or two of the cells we are dealing with: these all lie on the top of the yolk, and there are none in the "mesoblast" of the proliferating zone, or "primitive streak". The cells of this latter are one and all smaller than primary germ-cells.

Lastly, there are no germ-cells either large or small on the blastoderm posterior to the embryonic foundation. Actually, therefore, there are only one or two germ-cells in this embryonic foundation, that is to say, in the proper position, and their wanderings have hardly yet commenced. In all there are only two germ-cells in the position of the future germinal nidus.

In *Raja batis* No. 690, where the medullary plate measured 3 mm, and in which 14 mesoblastic somites seemed to be present, not a single germ-cell was found within the embryonic foundation. The blastoderm in front of the latter was not cut into sections, and, unfortunately, the sub-germinal structures and much of the lateral parts of the blastoderm were removed. So that, as the result, apparently (!) there is an entire absence of these cells.

The moral, pointed by this fact and by the things, revealed by the method of staining in No. 691, is plainly, that a thing is not necessarily non-existent, because it has not been seen. It may have been removed in the preparation, or the stain employed may have been unsuitable for the revelation of its presence.

The description of No. 691 has been somewhat detailed and, therefore, long, but the facts laid bare fill in an important gap<sup>1</sup>) in the observations. Nay, they completely bridge over the gulf between blastoderms, in which there is no degree of embryo-formation, and embryos of 5 to 7 mm, in which the medullary folds have recently closed.

## XI. General Survey of the History of the Germ-Cells.

EIGENMANN ('92) has concluded from the sizes of the germ-cells of *Cymatogaster* = *Micrometrus aggregatus*, that they probably represent cells of the 5th division of the egg. At the moment, although the germ-cells of *Raja* can be definitely traced in preparations to the

---

1) This could now (Dec. 1901) be bridged over many times.

close of the segmentation, or to the period immediately preceding the first formation of the embryo, their actual presence in earlier phases has not yet been established by observation. He found them in an embryonic foundation, in which no mesoblastic somites were yet present; my observations have revealed them still earlier, before there is any real trace of the future embryo. In this respect, apart from others, the present work may claim to be an advance.

Whenever the segmentation of the egg of *Raja* shall have been described and figured after the manner of RÜCKERT's work ('99) on *Pristiurus* and *Torpedo*, it will be a matter of comparative ease to determine the particular period of the egg-cleavage, at which they are separated off. But it may be surmised, that in *Raja* they go back, as in *Micrometrus* and *Cyclops*, to a very early period. From their average sizes no certain conclusion can be drawn in the absence of information as to these early cleavage phases.

But in embryo No. 454 their number was found to be 512, in embryo No. 448 there were 490 germ-cells without counting a contingent of about two dozen others in an impossible situation, and none of the observations in earlier embryos of less than 32 mm (No. 454 measured 32 mm and No. 448 26 mm) are at variance with this. Obviously 512 represents either 8 or 9 divisions.

RÜCKERT ('99) has shown, that with the 10th synchronous division the segmentation-cavity is formed. Beyond this point our knowledge is indefinite, but, judging by the numbers and sizes of the cells at the close of the cleavage in the skate, it appears to me unlikely, that the majority of the cells divide more than twice or thrice after the formation of the segmentation-cavity, and before the period represented by embryo No. 434, where the formation of the embryo is in initiation. If it be permissible, therefore, to assume the occurrence of this after the 13th division, the first origin of the germ-cells of *Raja* would date back to as early a period<sup>1</sup>) as EIGENMANN ('92) surmised it to do in *Cymatogaster*, or as HÄCKER ('96) found to be the case in *Cyclops*.

At the close of segmentation the germ-cells of *Raja* are represented by cells of 0.02 mm, 0.036 mm, and probably by slightly larger products of about 0.05 mm. These latter correspond to the

---

1) This has now (Dec. 1901) proved not to be the exact epoch. The primary germ-cells do undoubtedly go back to a certain well-defined period of the cleavage, as will be shown in detail in Part III.

“megaspheres” or large cells of RÜCKERT, and already some of them may exhibit a multinucleated condition.

Normal germ-cells of this period of about 0.02 mm are depicted in Figs. 49 and 50. They contain much yolk, not represented in the figures, and their nuclei are of the duplicated or twin-character, discovered by RÜCKERT ('95) and HÄCKER ('96) in the germ-cells of *Cyclops*.

The germ-cells of *Raja* are formed, therefore, before the embryo arises, and they have to get into it from the outside, from the yolk-sac. It has been found a matter of great difficulty to trace the first appearance of germ-cells within the embryo. This is largely brought about by the yolk, found at the start in all the somatic cells. The only reliable character has not yet been applied to the earliest embryos, viz., the size of the cells, 0.02 mm — the first somatic cells not exceeding 0.0125 mm — possibly, also, the twin-nuclear condition would be decisive.

At the close of segmentation many of the future germ-cells lie in the segmentation-cavity just beneath the site of the future embryo, and there is no doubt, that they subsequently wander into it. Their wanderings begin, indeed, very early. In *R. batis* No. 691, in which only 12 mesoblastic somites are yet formed, there are many germ-cells, not actually within the embryonic foundation, but on their way into it between the layers on the blastoderm. In the growing zone of the developing embryo there are no cells at any time large enough to be the progenitors of the germ-cells.

Whilst within very early embryos of *Raja* (12 to 20 somites) germ-cells have few been actually seen, RABL ('96) has recorded them in *Pristiurus* with 18 somites, and the writer has seen one or two in *Scyllium canicula* of 12 somites.

The first formed or primary germ-cells are seen in many of the figures. Indeed, it would be no exaggeration to say, that almost all the drawings show them; for it is only very late in the development, that activity sets in among the primary germ-cells, and their number becomes increased.

BALFOUR ('78. 2) distinguishes between “primitive ova” and “permanent ova”. My researches amply confirm him, but for obvious reasons the former name must give place to primary germ-cells, the latter to secondary ones. In *R. batis* the primary germ-cells persist as such, until the embryo is at least 42 mm, secondary germ-cells are those of older embryos, from my investigations those of embryos, of 54 mm onwards (Fig. 33).

Primary germ-cells from early embryos, normal both in position and general characters, are many of those of Plate 43. The usual size of such is 0.02 mm, and so slightly do the majority of the normally-placed germ-cells within the embryo vary from this, that it alone leads to the suspicion of a certain definite number of mitoses from the first origin to the long resting phase. Larger germ-cells in the normal position — the site of the future germinal nidus — are rare, but sometimes one does encounter them. One such is shown in Fig. 8. Its diameter is 0.036 mm. This size of germ-cell is more numerous among those found wandering. These, as will appear, also include many as large as 0.05 mm. Probably, if these larger cells ever do get into the germinal nidus, their entry therein — and this also coincides with their entry into the resting-phase — is accompanied by one or two divisions, as shown in Fig. 26, where one such giant germ-cell has divided into four of the normal size.

A prominent character of early germ-cells — at once a help and a nuisance to the investigator — is the retention of yolk for a very long period — long after it is used up in all the somatic cells (NUSSBAUM, '80). Once more this is an indication how little prone they are to enter into mitosis. In actively dividing cells the yolk is used up very quickly.

The yolk-plates are at first and for long after pretty numerous in the germ-cells. As RÜCKERT ('99) has pointed out in another connection, they are of fairly equal sizes. Occasionally larger and smaller plates are met with, as shown in some of the figures. Usually they do not diminish in size as they are used up. Thus, in Fig. 12, taken from an embryo of 42 mm, the few remaining plates are as large as in Fig. 8, from an embryo of 7 mm.

The yolk-plates finally disappear by the time the embryo is almost complete and possessed of all the characters of a young skate, thus, in an embryo of 54 mm (Fig. 33) they are quite gone.

The cytoplasm of the early germ-cells, large and small, no matter where they be, is very peculiar. It is a colourless, glassy substance, possessing no affinity for any of the ordinary stains. Osmic acid tinges it of a slightly brownish hue. Rarely in early stages are the cells rounded, unless they be in a position of rest, among a mass of other cells, or encapsuled in some peculiar position. More usually they are irregular in form, and show processes, which can only be defined as amoeboid. Though their actual movements

have, of course, never been seen, they doubtless possess considerable powers of motion in an amoeboid fashion (as: e. g. in *Hydra* etc.).

Indeed, the similarity of many of these cells to *Amoebae* is very striking. Even in the immediate neighbourhood of the germinal nidus one finds them in evident movement, while in many, many instances they are encountered between splanchnopleure and gut in the early embryos (Fig. 28), and in the later ones within the connective tissue of the mesentery.

In Fig. 34 one is even depicted in the act of making its way through the splanchnopleure into the body-cavity. And the undoubted germ-cell of Fig. 22 was found in three consecutive sections immediately under the epiblast and just beneath the segmental duct in an embryo of 10.5 mm. The nuclei are not always easily found, and this is largely due to the yolk. Sometimes they are large, clear bodies with a well-defined nucleolus. Nuclei of this kind are most commonly found in the germ-cells of older embryos. In early embryos they are, where well seen, very frequently if not always, of a bilobed or twin nature — a remarkable character of primary germ-cells, recorded in Arthropods by RÜCKERT ('95) and HÄCKER ('96), and now shown to characterise the very early germ-cells of Vertebrates.

We now approach the consideration of the problem, as to how the germ-cells get into the embryo, and, as to the majority, how they reach the so-called "germinal ridge", or, as here suggested, the germinal nidus.

In taking up this, it also becomes necessary to consider the large yolk-laden cells, termed by RÜCKERT "megaspheeres" ('87, p. 98).

In the first place, it may be well to point out, that the present writing concerns itself with these cells in the skate, a form, in which they have not been described by any previous author.

RÜCKERT'S detailed descriptions apparently refer exclusively to *Torpedo*. Although there is no doubt in my mind as to the general application of my finds in the skate to *Torpedo* also, the possibility of differences in detail must not be lost sight of.

In his earlier writings on these cells RÜCKERT was disposed to assign to them a limited rôle in the formation of the blood. In his most recent memoir he guardedly hints at a possible connection with the merocytes; and thus he suggests a genetic relationship to supernumerary spermatozoa ('99, p. 677).

In citing RÜCKERT'S statements concerning them, one must carefully distinguish between his description of the megaspheeres and his

surmises as to their nature and fate. The former, as might be expected, is masterly. If one may judge from the brief reference to them in his recent memoir, RÜCKERT does not at present see his way to any definite statements as to their nature and fate. That yolk-laden cells, some of them of rather large size, are concerned in the formation of the first blood-vessels and blood-corpuscles — the latter being rounded (MINOT), and not oval — is a fact not to be gainsaid.

The writer has devoted some attention to this point, for during the present investigation the work on the thymus and the first leucocytes has not been forgotten.

From RÜCKERT'S account of them it is difficult to say what a megasphere is, or to apply his description to the mass of cells under the blastoderm of such an "embryo" as No. 434. Of *Torpedo*-embryos of this very period RÜCKERT defines the megaspheres as follows: "Scattered between these elements there occurs a second form of cells (megaspheres), characterised by their rounded form, their varied, mostly very considerable size, their wealth of yolk-particles, and very heterogeneous, often peculiarly arranged nuclear contents". He notes their abundance in the immediate neighbourhood of the germinal-cavity; and further on, as in his latest work (where it is only suggested as possible) he identifies them with merocytes, budded off from the yolk ('87, p. 162).

In this point it may be doubted, whether research will confirm RÜCKERT'S surmise. It would, indeed, be remarkable, after what he himself has recently established concerning the repulsion exercised by cells of the blastoderm on the merocytic nuclei of the extra-spermatozoa, were any of the merocytes to get into the embryo ('99, p. 677 to 692 etc.).

In some other particulars our results are in total agreement. These concern the formation of nests of cells (concentric corpuscles) in certain megaspheres, the frequent tendency of the nuclei to free themselves of the burden of the yolk, and, at a date soon after FLEMMING ('85, p. 223) had established and defined "chromatolysis", he described the process (p. 165) in many of them, while failing to identify its nature or its correspondence with the phenomena, recorded by Prof. FLEMMING concerning the degeneration of certain germ-cells.

The connection of the megaspheres with blood-formation he found in the well-known knob on the blastoderm of *Torpedo*. From my own observations on this structure any relationship to blood-formation

must be denied. The cells within it appear to me to furnish as typical examples of chromatolysis as one could wish.

Finally, RÜCKERT noted the practical absence of his megaspheres in the posterior part of the embryo, a fact of much significance to be commented on in the present work.

Without searching through the vast literature of piscine development anew, only other two authors can be recalled as having definitely referred to the megaspheres in an attempt to interpret them. H. ERNST ZIEGLER ('96, p. 367) endeavours to explain the megaspheres as the accidental products of an allotment of too much yolk during the cleavage. His exact words are not quoted. His surmise is very wide of the mark and not a revelation at all of their true nature. He also comments upon their frequently large size, their abnormal chromatin-network, amitotic division (without having witnessed it); and, adding that their fate is unknown, suggests that they degenerate.

C. K. HOFFMANN, recording them in certain layers of the embryo, interprets them as cells, which have wandered at a later period from the yolk to take part in the formation of the embryo. There is not a particle of evidence supporting this view.

With the reservation rendered necessary by the vagueness of what is understood by a megasphere, I am strongly inclined to identify RÜCKERT's megaspheres as germ-cells, or, at any rate, as the normal or abnormal forerunners of such.

Before the formation of the embryo it will be difficult to pick out the germ-cells with absolute certainty by their size, or by the amount of contained yolk. The twin-character of the nucleus must be the deciding point. So that in the pre-embryonic period for the time being one can only identify as future normal germ-cells those large cells, which possess this peculiarity; and, as already abnormal germ-cells those "megaspheres", which exhibit the multinucleated condition, or budding, or chromatolysis.

When we come to deal with the megaspheres within an embryo, or those within a blastoderm, on which a definite embryo rests, i. e., in skate of 6 mm whose medullary folds have recently closed, we are on safer and more certain ground. In nearly every case we find some of RÜCKERT's megaspheres, and these — practically without exception — after very prolonged and careful examination and consideration I identify as germ-cells, or the immediate forerunners of such.

Apart from normally placed germ-cells, a varying number of these megaspheres may be found on proper staining in nearly every skate-embryo

of 6 to 20 mm. They also vary in size from 0.02 to 0.036 up to 0.056 mm. The smaller of them of which there are many drawings in the plates (Figs. 21, 23 to 28, 30, 31) are of exactly the size and appearance of normal germ-cells. The larger ones (Figs. 8, 13, 18, 29, 36) only differ from the latter in size. In all other respects — unless they be multinuclear, and, therefore, in degeneration — they are quite like normal germ-cells. And this is true of them, wherever they may be. Their size, however, is always such that one, two, three, or, at most, four mitoses would bring them down with great accuracy to the average size of an ordinary germ-cell. If size were to be a bar to their germ-nature, it would also prohibit any genetic connection between the first-formed leucocytes and the later and smaller ones, which undoubtedly arise from them.

And in fact, as a *reductio ad absurdum*, the first cells of epiblast, mesoblast, and hypoblast could not be connected with the later ones; because, as even the present drawings show, they are much larger than the latter.

Apart from the resemblances between these "megaspheeres" and germ-cells, there are also the facts of similar features in their degeneration. We cannot account for the small number of germ-cells in early embryos, or their absence from the mesentery, where later on they are so abundant, without the inclusion of the wandering "megaspheeres" among the germ-cells. Moreover, there is such an unbroken transition from the ordinary germ-cells of my embryos to the largest of the "megaspheeres", and so many of the latter agree so absolutely with ordinary germ-cells in every respect except in position, that it is quite impossible to draw any line between them. In the normal position, in the germinal nidus, one also encounters abnormally large germ-cells or "megaspheeres".

To sum up: the interpretation of the "megaspheeres" as germ-cells, or, if large, as the forerunners of such, accounts for them in such a manner as to make any further explanation a superfluity. It is required, in order to avoid the insuperable difficulty of attempting to draw a hard and fast line, where such a thing has no shadow of existence, either in size, characters of the two sets of cells, or their positions in the embryo. It is imperative, because without the "megaspheeres" the missing germ-cells of earlier embryos cannot be accounted for, in default of mitoses among the few normal and ordinary germ-cells in any embryo of 6 mm. The degenerative

phenomena in both, and in the peculiarities of their nuclei point in the same direction.

Lastly, in the later embryos of upwards of 20 mm the practical replacement of the "megaspheeres" by undoubted germ-cells in abnormal situations is a fact of like significance<sup>1</sup>).

The writer quite anticipates his interpretations being deemed by some to be absurd: but he is equally prepared to witness the complete failure of any attempt — based on actual work! — to prove the "megaspheeres" to be anything other than germ-cells.

The interpretation has been tested in every way; and, finally, adopted as completely explaining the facts. No other interpretation does this. In fact, there is no other construction in existence.

If the "megaspheeres" always occurred in like numbers, sizes, and places in every embryo, they might represent, as HOFFMANN thought, stones of the embryonic edifice. They are never alike either in position, size, or number in any two embryos. The writer has seen them again and again in the past twelve years; more recently he has studied them to the period, when as "megaspheeres" they cease to exist. Never once has the slightest indication been remarked of any attempt on the part of one of them to form any portion of an embryonic organ. On the other hand, the figures drawn and the many instances studied all go to show the above interpretation to be correct, as it also is the only possible one.

If "megaspheeres" be not germ-cells, then many apparent germ-cells are not such; as examples, those of Figs. 8, 9, 16, 24, 25, 28, and 34 to 36. And, indeed, it is to be feared, that we shall never be in a position to determine with any degree of certainty at all, what is a germ-cell in a skate-embryo!

The final possibility of a genetic connection of "megaspheeres" and "merocytes" is disposed of by the twin-nuclear condition of the former, especially as revealed in those which degenerate, thus in Figs. 46 and 47.

The "megaspheeres" within the embryonic area being now identi-

---

1) A comparison of the primary germ-cells and megaspheeres of *Torpedo* on the one hand, and those of *Raja* on the other leads to interesting results. Reserving details, it may be mentioned, that in size and other characters the first or smallest megaspheeres of *Torpedo* correspond exactly with the primary germ-cells of *Raja*, while the latter cells of *Torpedo* are smaller.

fied with germ-cells, the former term will no longer be used in the present writing. Indeed, there is slight advantage in its retention in embryology.

Germ-cells of the sizes already indicated occur in various embryos in most remarkable places. No two embryos are alike in this respect. Such peculiar positions of these cells have long been known to me; in fact, long before their nature was evident. Two of them were figured and described in one of my memoirs<sup>1)</sup> as lying in the brain and spinal cord. Other observers have recorded them in positions almost as unusual. But in embryos treated with the ordinary stains as a rule only a mere fraction of these remarkable cells in unusual places is seen.

They are rare in the nervous system, much rarer than in other places. Not very often are they found in the skin (Figs. 6 and 13). None have ever been seen in the notochord, but they may occur almost anywhere else. In certain phases there are always some in the gut-epithelium (Figs. 25, 30, and 31) and the pericardium and its neighbourhood practically always harbour a detachment (Figs. 27 and 51). They represent the so-called segmental gonads of the "gono-nephrotome", that is, some of them are in the segmented mesoblast, especially of embryos under 10 mm. These, however, form a mere fraction of the total.

They may be found in any part of the mesoblast of the trunk; more frequently in early embryos they are between the layers, just under the epiblast or between splanchnopleure and gut (Figs. 7, 28, 29, 36 etc.). They are sometimes represented very far forward in the head; but their number here is not great, and there is no constancy. They never occur in the tail. In one embryo only has a little group been seen in the lumen of the cord in the region of the neurenteric canal. These cells had undoubtedly got there at an early period, and had been carried back by the growth of the tail.

In neuroepithelia and in the thymus they have not been encountered; but these are structures represented in early embryos by small "placodes" or plates of cells, and each such plate has probably arisen from a single cell.

How do the germ-cells get into these positions? As germ-cells,

---

1) J. BEARD, The History of a transient nervous apparatus in certain Ichthyopsida, Part I, *Raja batis*, in: *Zool. Jahrb.*, V. 9, Anat., figs. 69—70.

formed before the embryo arises, their business is to migrate into the embryo, when this is formed. Perhaps sometimes they start too soon, or too far forward, or they may take the wrong path. If they start too early, they may get landed and stranded in the nervous system or skin: if too far forward, they come to lie, it may be, far in front of the future genital region. It must be noted, that their paucity in the head-region and their absence in the tail both indicate, that their pathway is directly upwards from the yolk-sac into the

embryo. If they take the wrong path, they may finally arrive almost anywhere.

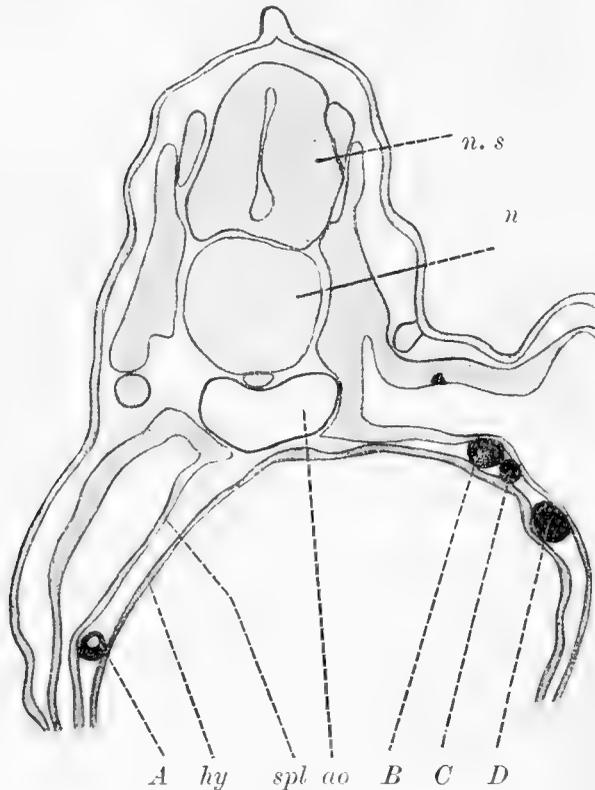


Fig. C.

The germ-path is a very definite one (text-figure C). It is from the yolk-sac upwards between splanchnopleure and gut in the hinder portion of the blastoderm. It is here that in early stages (6 to 8 mm embryos and even in larger ones) a great many of them are encountered in various positions (Figs. 24, 26, 29, and 36 A—D).

This pathway, which may, therefore, be termed the germinal path<sup>1)</sup>, leads them directly to the position, which

they ought finally to take up in the “germinal ridge” or nidus (compare text-figure C).

That this is a definite track is shown 1) by the great number of germ-cells in it in early stages, and 2) by the very large number — the majority in fact — which have either gone to its end, or halted somewhere along it. Their instinct appears to be to go along this path, and then to pierce the splanchnopleure. Those which go to the end and those which tarry carry out these “instructions”! The former, in embryo No. 454 numbering 349, reach the germinal nidus;

1) Originally written “germinal track”, but this term has been employed by WEISMANN in a very different sense.

the latter, in the same embryo 110, find a resting place somewhere on the mesentery to the ventral side of the nidus, and, it may be, as low down as the subintestinal vein (Figs. 16 and 21) or even on the opposite wall. As already seen, in embryo No. 454 only some 53 probably failed to follow the germinal path<sup>1</sup>).

The wanderings of some of the germ-cells would appear to continue for a relatively long period of the development. At any rate, they are met with between splanchnopleure and gut, as well as in other places, in embryos of 14 to 17 mm, or even of 20 mm. For some time after this latter period, apart from those which have got into impossible places, one meets with amoeboid germ-cells only in the connective tissue above and around the gut. The gut is now shut off from the yolk-sac, and to this period dates the first appearance of a narrow yolk-stalk, connecting embryo and yolk-sac. That is to say, the embryo is now well raised up from the yolk-sac.

At least until the embryo is 42 mm the primary germ-cells remain quiescent. They gradually use up their yolk, retaining, however, their average size of 0.02 mm. The secondary ones are smaller (Fig. 33).

In the preceding pages it has been shown, that vagrant germ-cells are found in all sorts of places, but more particularly on the mesentery, including the whole of the splanchnopleure, even in embryos of 42 mm. Later on they have not been found. Whether they degenerate, or migrate into the germinal nidus, or whether some, or a majority of them persist in abnormal situations, has not at present been determined. Even in embryos of 42 mm and younger the large germ-cells of 0.036 to 0.056 mm have, so far as my observations go, completely disappeared. Some of them, doubtless, have gone through the failing division, or two or three such mitoses, which were wanting to bring them down to the normal size, thus Fig. 26. This, however, will depend on their situation.

The large multinucleated ones, which have not been encountered in every embryo, doubtless degenerate and disappear. Many indi-

---

1) The above is given as a typical example, other cases will be found in the descriptive part of the memoir and still others will be given in Parts II and III. It may be added, that in all probability the final definite number of normally placed primary germ-cells is subject to variations. Moreover, germ-cells may degenerate at any period of the life-history. These variations are sufficient to account for wide differences in the virility of different individuals.

cations of this have been seen. Some of them are described in the earlier part, but these are only a fraction of the many examined.

Others of the germ-cells in a certain position, i. e., the gut-epithelium, seem to be always doomed to degeneration. Their migration from the gut into the mesoblast has been searched for again and again, but in vain.

Wandering germ-cells are often found within the mesentery, quite close to the gut, in embryos of upwards of 18 mm; but, although their migration outwards from the gut-epithelium might be suspected, it has not been established. On the other hand, abundant evidence has presented itself of the elimination of these germ-cells in another direction, into the gut cavity. Frequently whole cells have been found there, oftener one encounters parts of them, laded with yolk. Indeed, it may be surmised that a degeneration, similar to that described in the account of certain embryos, with formation of cell-nests and a separation from the yolk, may occur here. It would also account for the yolk in the gut-cavity at this period; for yolk from the yolk-sac does not enter the gut of *R. batis* for purposes of nutrition, until the young fish has a length of 65—70 mm. The yolk-plates are then much larger.

It has been established<sup>1)</sup>, that some of the vagrant germ-cells, more particularly those in the body-cavity and the multinucleated ones, do degenerate by one or other of two processes; these are simple atrophy and the formation of cell-nests or "concentric corpuscles". In both "chromatolysis" is exhibited. But so far this degeneration has been verified in few of them, though it has been observed in several embryos. One may surmise, that as a general rule the remaining vagrant germ-cells undergo a like fate. The writer cannot believe, that the large number found on the mesentery in older embryos (in No. 454 there were 110, in No. 448 even 120) will ever find their way to the germinal nidus, or that they usually remain for a long period unaltered in their abnormal situations<sup>2)</sup>.

It is also recorded, that in *Raja radiata* No. 268, a young skate and the equivalent of a *R. batis* of 70 mm, none were found on the mesentery. It might repay the labour to study minutely phases from 45 to 70 mm or older. At the other end of the scale there is the cleavage also clamouring for investigation. It is, indeed, the good

1) Vide Section XIII, page 672.

2) Since writing the above the degeneration of many such germ-cells has been observed.

and the evil feature of a novel discovery, that it opens new fields and raises new problems. The present writing does not exhaust the subject; although it may modestly claim to have thrown more light on the early history of the germ-cells of Elasmobranchs than any previous investigation.

I confess, that to me the importance of making out the degeneration of all the vagrant germ-cells appears very slight and unsubstantial, as compared with the overwhelming gravity of the incontestible discovery of a large percentage (28 to 30) of primary germ-cells in abnormal situations in a vertebrate animal, and not in one but in nearly every individual under a certain age. Its bearings on pathology, on COHNHEIM's theory, and on the brilliant discoveries of WILMS relating to dermoid cysts, must be apparent. The mere occurrence of such vagrant germ-cells in all sorts of situations is sufficient.

Whether or not they all usually ultimately degenerate does not affect the application and import of the discovery. Even had the degeneration of scores of them been witnessed, instead of a mere tithe, the writer would still have felt bound to point out, that some of them would appear to be in positions as favourable for further persistence as in the germinal nidus itself. As examples those frequently found on the subintestinal vein may be cited.

Doubtless, however, the pathologists will feel satisfied with the discovery, that in a vertebrate animal 28 to 30 per cent of the primary germ-cells may at certain periods be in impossible situations. They will not wish to assume, that as a general rule even one per cent of these persist. They will only demand the occasional presence in later embryonic life, youth, adult, or old age, of one or two such vagrant primary germ-cells, in order to account fully for their finds.

## XII. Dermoid Cysts and Teratomata.

This is the title of an important research by MAX WILMS of the University of Leipzig. Not being a pathologist, the writer has no knowledge of the effect produced in pathological circles by the publication of this original investigation. It cannot be at all widely known to vertebrate embryologists. Had it been published in an embryological journal as a developmental treatise, it would probably have created an immense sensation.

The author<sup>1)</sup> seeks to prove, and to my mind with complete suc-

---

1) MAX WILMS, Ueber die Dermoidcysten und Teratome etc., in:

cess, that the dermoid cysts, found occasionally in the ovary and testis in man and mammals are rudimentary embryos, or, as he terms them, "embryomas".

Usually these pathological growths are made up of more or less of the structures, or some of them, found in the head-end of a normal embryo. Thus, hair, sebaceous and sweat-glands seem always to be present. Membrane bones and nerve-matter, teeth and rudiments of fore-limbs may also obtain. That is to say, they represent embryologically a greater or less portion of the anterior end of an embryo<sup>1</sup>).

In both of his works on the subject WILMS restricts the term "embryoma" to the "dermoid cysts" of the ovary and testis. I confess, that the reasons for the limitations in the use of the term do not appear obvious. He states that the "dermoid cysts" of the ovary and testis are to be sharply distinguished from the pathological growths so named in other parts of the body, thus, for example, those of the head and thorax.

His memoir fortunately contains a full account of the literature, and, as he cites various other observations of similar tumours in other parts of the body, it is possible to form an opinion as to the justice of his verdict from the embryological point of view.

Without for a moment suggesting, that all the structures classed by pathologists as "dermoid cysts" should be regarded as rudimentary embryos or embryomas in WILMS' sense, there are undoubtedly instances cited in his memoir, which embryologically cannot be separated from the ovarian embryomas<sup>2</sup>).

As an example of such SLOMAN's case, cited by WILMS on p. 9, may be taken. This was a malformation in the neck of a five-year-old girl. "In the tumour, which was congenital, there were bones, teeth, facial formations (*gesichtsähnliche Bildungen*), skin and mucous mem-

---

Deutsch. Arch. klin. Med., V. 55, p. 1—108, 3 plates, 1895. More recently WILMS has published an account of his researches and conclusions in: MARTIN, *Die Krankheiten der Eierstöcke und Nebeneierstöcke* (Leipzig 1899). His article bears the title "Ovarial-Embryome" (p. 576—614).

1) Through the kindness of a friend and former pupil, Principal METTAM, B. Sc., of Dublin Royal Veterinary College, an exquisite and typical example, found on castration in the testis of a young horse, has recently come into my hands.

2) Compare also BONNET, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 9, p. 869, 1900. Also F. MARCHAND, *Die Missbildungen*, in: EULENBURG'S *Real-Encyclopädie*, 1897, p. 76.

brane. The teeth were of the milk-dentition with permanent teeth. They corresponded in form and size with the age of the child." SLOMAN and WILMS regard the structure as a parasitic formation. Out of what it arose they do not attempt to explain.

Other and similar instances will be found in other parts of WILMS' memoir, that is to say, in sections other than those treating of the ovarial dermoids.

He does not consider any of those tumours to be of the same nature as the latter. The only apparent difference between many of them and the embryomas is in position, the structure being more or less identical. Some of them are set down as "Doppelbildungen" or "Inclusiones foetus in foetu". What, it may be asked, are these but more or less complete and abnormal embryos, that is to say, embryomas?

WILMS also speaks of the origin of some of them from "Keimverirrungen". It cannot be supposed, that under this term he understands their formation by vagrant germ-cells. What are referred to are the "lost germs" of the pathologists. These are hypothetical things, which are supposed to have lost their connection with some organ or organs, of which they were destined to be the builders in whole, or only in part. Of the actual existence of "germs" of this sort there is no embryological evidence whatever. Of the occurrence of vagrant or lost germ-cells there is now plenty of proof, at any rate, in certain fishes.

The complicated dermoids, wherever they occur in the body, must be the products of such vagrant germ-cells, or, if in ovary and testis, of persistent primary germ-cells. From WILMS' work and my own there is no other possibility.

Whether or not all "dermoids" be the products of such is another question<sup>1)</sup>. Each case must stand on its own merits. To my mind there is abundant evidence to show, that the embryomas may and do occur in places other than the sexual organs. It is quite natural, that they should be more numerous in these than in other places. WILMS' attempt to restrict their occurrence to the ovary and testis seems to me to have been induced by the absence of any record of the presence of true germ-cells in various parts of the body other than ovary and testis during embryonic life.

The formation of an embryoma in the neck or head may appear to be a very strange and inexplicable thing, but it loses much of its

1) How, it may be asked, shall one limit the possible reduction of an embryoma? Where shall the line be drawn?

mystery, as soon as the occasional presence of primary germ-cells during embryonic life in these very places, among others, is recorded.

Almost any part of the body may be "infected" by vagrant germ-cells, and in almost every part of the body dermoids may arise. As already recorded, the skin is especially to be named as a place, where vagrant germ-cells may be encountered. Very often dermoids are connected with the skin, as though it were the matrix of their formation.

My conclusion, therefore, is, that some of WILMS' embryomas may be represented by dermoids in parts of the body other than the sexual organs. At the same time for the present I accept his judgment, that many of such dermoids are not of the same nature as the embryomas.

The embryomas are, at the basis, cases of like-twins with one abnormal embryo. The circumstance, that sometimes they may first manifest themselves in adult life, or in old age, does not affect this. An embryoma, at whatever period it appear, is an instance of the development of an additional primary germ-cell, which in all its hereditary characters is the exact counterpart of that primary germ-cell, by whose unfolding the individual harbouring the "dermoid" arose.

### XIII. The Degeneration of certain Germ-Cells.

It is unfortunately too true, that embryologists seldom trouble themselves to describe any retrogressive phenomena they encounter. There are notable exceptions; but, were these more numerous, our knowledge of development would be proportionately increased.

"Das Vergehen" is quite as important a factor in any life-history as "das Werden"!

The accident of circumstances has in the course of the last 12 years brought more than one example of degeneration in development prominently under the writer's notice. Transient ganglion-cells were followed through all the phases of their atrophy; merocytes of the yolk were traced to their death and extinction. My previous work, therefore, was bound to raise the question of the persistence or non-persistence of the abnormally placed germ-cells, if nothing else did.

With as an absolute fact, not to be gainsaid or brushed aside, that of the presence of 155 germ-cells in utterly impossible situations in a single embryo of 32 mm, the question "what becomes of these?" hardly needs raising. It forces itself into prominence.

It must be owned, that so far the success in tracing the degeneration of the transient ganglion-cells and merocytes has not re-

peated itself here. It has been possible to establish the degeneration and death of but a mere fraction of them. The cases figured are all taken from a single embryo (No. 454), but, since they were drawn, quite similar instances have been encountered in other embryos<sup>1</sup>). They are not numerous, and, therefore, not easily observed. But at certain periods of the development — in embryos of 25 to 40 mm, if not in others — careful search will, as a rule, reveal the presence of some of them. In No. 454 only some 8 germ-cells in undoubted degeneration were encountered, and, so far as could be determined, the remaining “lost germ-cells” exhibited no signs of atrophy or decay.

In late embryos, in which all the organs are completed, that is to say, at and beyond the critical period, no traces of the lost germ-cells have yet met my eyes. It cannot for a moment be supposed, that they ultimately find their way into the “germinal ridges”. When they have not reached the germinal nidus in embryos of 42 mm (Nos. 628 and 642) it is hardly likely, that they will attain this in still older embryos, where I have been unable to find them. By this it is not intended to imply, that they certainly do not exist in these latter. The quest is a difficult one, and it is not rendered easier by the circumstance, that by this time they will have used up all their yolk, the surest indication of their presence in earlier stages. The remaining yolk is little enough in embryos of 42 mm (Fig. 12).

What becomes of the lost germ-cells can only be surmised. Even this may be left to the reader, who now knows as much about them as the writer. But it does seem incredible, to suppose that 25% or more of the original germ-cells should persist in abnormal situations<sup>2</sup>).

The few, whose degeneration has been closely followed, almost without exception appear to have this character in common: they were nearly all apparently freely roaming in the body-cavity.

The changes about to be described seem to be capable of classification under two types. Each of them, however, is associated with what FLEMMING<sup>3</sup>) has termed “chromatolysis” — curiously enough in a very similar connection. The figures illustrating the first of the two types are Figs. 38 to 42, 44 and 45; and those of the second are Figs. 43 and 46 to 48, all on Plate 44. The earliest phase met with

1) And in other species, thus in *Scyllium canicula* and *Pristiurus melanostomus*.

2) In later phases many of them degenerate (Dec. 1901).

3) FLEMMING, W., Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugthiereiern beim Untergang GRAAF'scher Follikel, in: Arch. Anat. Physiol., Anat., 1885, p. 221—244. l. c. p. 223.

(Fig. 40) shows a germ-cell, differing only in size from a normal one. If this be normal, it is the smallest yet seen in any embryo of 32 mm or under. But, according to FLEMMING, one of the earliest signs of this degeneration is reduction in size. The next one is depicted in figures of two sections of the same cell (Figs. 38 and 39). It reveals a more advanced stage of atrophy. Yolk-plates are still present. The nucleus is in chromatolysis. Its contents are broken up into two well marked portions, each lying in a vacuole; and there are other and minuter portions in other parts of the cell. Vacuolation of the cytoplasm is initiated. Fig. 41 shows a similar, but more pronounced, condition in another instance. The yolk is slighter in amount. There is a large vacuole. The nuclear contents are pressed somewhat to the side of the cell. They stain deeply, and, most important of all, exhibit the twin-grouping. The next figure (Fig. 44) presents extreme vacuolation of the cytoplasm. The nuclear contents are pressed to the side, no duplication of them was determined.

Fig. 45, perhaps, also belongs to this type, but it differs from the preceding instances in a peculiarity, which seemingly is associated with the second. The two halves of the degenerating cell are unequal in size, there is duplication of the nuclear contents, and these lie in part in a couple of vacuoles. Whether the black particles were yolk, or simply blackened fat, could not be clearly made out even with the 2 mm apochromatic objective and ocular 18. In the other instances described the blackened particles were clearly seen to be yolk-plates under this magnification (2250 diameters).

The second type appears to me to be associated with pluripolar mitoses, which, however — possibly because of the obscurity caused by the yolk — I have not been so fortunate as to see<sup>1</sup>). Only three examples of it have been given (Figs. 43, 47 and 48), and these are very simple ones. Nothing is more certain than that more complicated ones could have been depicted, had it been possible to work out the details.

---

1) Compare RÜCKERT ('87, p. 162—163), who arrived at a like conclusion concerning his "megaspheres" without being able to see the mitotic figures. ZIEGLER ('96, p. 367), on the other hand, states that they become multinuclear by amitosis. With Prof. HIS (Lecithoblast und Angioblast etc., in: Abh. Sächs. Ges. Wiss., V. 26, p. 173—328, 1900) the writer believes, that most if not all of the cases of so-called amitosis are due to pluripolar divisions, or attempts at such. But in opposition to the former it must be maintained, that such pluripolar mitoses are evidence of, and invariably result in, degeneration.

The first of them (Fig. 48) is from embryo No. 419. Perhaps it does not really belong to this group. But the resemblance is seen in the pushing of the yolk entirely to one side, and the complete separation of the two cells, formed during a mitosis, from this. They have cut themselves off from the yolk, but have failed to separate. This cutting-off of a cell, or of more than one, from the yolk-supply has been witnessed and described by RÜCKERT ('87) in his "megaspheeres". And this is an additional reason for the identification of them with germ-cells, or the forerunners of such.

Two consecutive sections from the next example are shown in Figs. 46 and 47. It is a curious case of degeneration, associated like the preceding with mitosis, and perhaps resulting from it. The two cells — or are there three? — again exhibit the inclination to free themselves from the yolk-mass. The cells are vacuolated, their nuclear contents are in chromatolysis, and duplication is exhibited.

In all these instances the reasonable interpretation to be put upon this duplication, or twin-condition of the nuclei, is most emphatically that it is a separation of parental constituents. They are more or less loosely joined in life; in death they are separated.

The final example (Fig. 43) depicts two consecutive sections through a "cell-nest". It is the only instance of this kind of degeneration yet observed (1900), in which yolk was entirely absent. But from the preceding instance, from others undrawn, and — last not least — from RÜCKERT's valuable testimony concerning the "megaspheeres", the reader may be prepared for the statement, that as a preliminary to the degeneration of many of these germ-cells there is often a decided attempt to get free from the yolk-mass. Figs. 47 and 48 illustrate this, and perhaps one is entitled to surmise, that in the example of Fig. 43 this process had already been effected. The resulting cells had then divided by pluripolar mitosis.

The writer is fairly well acquainted with the literature dealing with pluripolar mitosis, embryological and pathological. But it cannot be recalled, that one peculiarity of this form of cell-division has ever been commented upon.

KROMPECHER ('95) has shown, that pluripolar mitosis follows the angles of one or other of the figures of solid geometry; thus, the tetrahedron, octahedron etc. Within limits this is no doubt true. But it does not sufficiently take into account the possible presence of poles of spindles within the figure. Without attempting the to me impossible task of analysing any instances finally resulting from such

pluripolar mitoses, it may be permitted to indicate its consequences. In an extensive, as yet unpublished, work on the thymus the thing has also attracted attention in connection with HASSALL's corpuscles, but not in *Raja*.

Pluripolar mitoses most generally, if not universally, soon reach a limit. The cell-nests in epithelioma, cancer etc. all bear this character. Whilst in ordinary mitosis the products are pressed apart, and, finally, as a rule, separated, in the pluripolar form they tend to remain aggregated, and to get closer and closer together. Moreover, and this is the crucial point, they incline to a concentric arrangement. Whilst ordinary mitosis might be termed centrifugal: pluripolar mitosis is centripetal. The former character offers no limits: the latter imposes very serious ones. Under its sway the area for subsequent action is always becoming more and more restricted, and very soon it is used up entirely.

So much discussion would not have been devoted to pluripolar mitosis, but for its evident prevalence, in what RÜCKERT has termed "megaspheres". These I identify either as germ-cells, or, if they be very large, as the fore-runners of such cells. Certainly, no such actual pluripolar mitotic figures have been made out, but their results are only too apparent.

It is, therefore, concluded, that superfluous germ-cells may degenerate in one of two ways. The first is a form of simple atrophy, and the second is, perhaps, also atrophy, associated with pluripolar mitosis and the formation of cell-nests. These nests may be either within the yolk, or they may emancipate themselves from it. Moreover, there is a strong temptation to regard this second form of degeneration as primarily due to the initiation of pluripolar division.

In certain of my embryos the second form seems to have many representatives. It is to be hoped, that the reader will not measure the amount of evidence for it by the number of figures in the plates. The latter were drawn some time back, and long after this there was hesitation in my mind about publishing them. Their nature has been doubted and tested. Finally, after long consideration, and — what is more — after renewed and careful study of the preparations and of others as well, all doubt has disappeared. Along with other characters their yolk and the duplication of the nuclei seem to me decisive. They are not degenerating leucocytes, for among the countless thousands of the latter, examined or drawn under the highest powers, not one has ever exhibited either of the above characters; in

other words, leucocytes in the skate never possess yolk, nor do they exhibit the phenomena of duplicated nuclei.

#### XIV. Primary and secondary Germ-Cells.

The present researches have been carried out on a material of all sorts of phases from the close of segmentation to embryos of 42 mm, and they do not extend sufficiently far to permit of the giving of any revised or confirmatory account of the later history, including the details of the formation of the secondary germ-cells. But, as RABL ('96, p. 754) has already said of his own work, so also it is true of mine, that it overlaps the older researches of SEMPER ('75) and BALFOUR ('78). Where my account of the germ-cells ends, there, or even earlier, their history of them begins, and thence, more especially in SEMPER's memoir, it is carried to a finish in a very complete and masterly fashion.

There are two points, in which my results come into contact with those of BALFOUR on later stages. These concern the relations of the primary to the secondary germ-cells and the modes of origin of the latter.

As a comparison of Figs. 37 and 33 of Plate 44 proves, the primary germ-cells are larger than the secondary ones<sup>1)</sup>. This statement is in direct contradiction with BALFOUR's results. In his work on the development of the ovary ('78, 2) he states: "the permanent ova [secondary germ-cells of the present writing] are larger, the smallest of them being larger than the average primitive ova in the proportion of four to three etc.", and in tab. 17, fig. 1 he depicts a transverse section of an ovarian ridge of an embryo of *Scyllium canicula* stage P. Numerous "primitive ova" are shown — there being no fewer than 22 in the section.

Stage P of BALFOUR's nomenclature is comparatively late. For other purposes the characters, assigned by him to embryos of different periods, have been collated from the Elasmobranch monograph, and from the analysis it appears, that "stage O" probably represents *Scyllium*-embryos of 30 mm of my collection, "stage P" those of 32—33 mm, and "stage Q" those of 34—36 mm at least. Anything like an exact estimate is difficult, or even impossible; for BALFOUR gives but few of the characters of his embryos.

1) The products of the first division of the primary germ-cells, i. e., the first secondary germ-cells, in *Raja* vary from 0.0126—0.014 mm.

With the like preservation a *Scyllium*-embryo of 32—33 mm in my collection always represents in the degree of development of its organs a *Raja batis* of about 65—70 mm. Approximately, therefore, embryos of the latter are double the length of corresponding ones of the former, and this rough rule applies to all periods of the development. It is possible, that BALFOUR's embryos were smaller than mine of the above and of other periods. The latter were obtained in Wales, and there is a strong suspicion in my mind, which as yet it has not been possible to test on actual specimens, that the Welsh form is a variety distinct from the Naples one, and, moreover, one whose embryos are rather larger than those of the latter at corresponding periods of the development.

Reverting to BALFOUR's work, fig. 1, tab. 17, cannot represent "primitive ova": certainly, I myself have never seen 22, or anything like that number of, primary germ-cells in a single section of one ovarian ridge of *Scyllium*. Moreover, my experiences in the skate and in *Scyllium* lead to the conclusion, that the "primitive ova" begin to divide and to form secondary germ-cells prior to BALFOUR's stage P (in embryos of 25—26 mm). From their number and sizes, and from the phase of the embryo, the conclusion seems warranted, that the cells of the above figure are all secondary germ-cells.

It is, of course, quite natural, that the secondary germ-cells, i. e. "the permanent ova" of BALFOUR, should ultimately be larger than the primary ones; for on them falls the lot of becoming the sexual products. But that the newly formed secondary germ-cells are larger than the primary ones is not in accordance with the facts; and, as BALFOUR neither counted, nor at that time could count, the germ-cells at any period, nor made even approximate estimates of their number and distribution, the period of the first formation of secondary germ-cells was overlooked; or, at any rate, referred to an epoch, later than that, at which it really happens.

On p. 396 he writes: "the passive condition of the primitive ova becomes suddenly broken during stage Q, and is succeeded by a period of remarkable changes". That is, in the text he records the change as beginning at a period even later than that, at which he really depicts it in fig. 1, tab. 17.

After all the main point is, that BALFOUR distinguished between "primitive ova" and "permanent ova", also noting the long period of quiescence before the latter begin to be formed.

In the same memoir BALFOUR also describes a twofold mode of formation of "permanent ova" from primitive ones. The one of these methods is essentially that set forth by SEMPER. The other is characterised by the formation of nests of nuclei and the breaking-down of cell-boundaries. The nuclei of the polynuclear mass increase in size and form delicate vesicles (? vacuoles) filled with fluid. Other changes take place, for an account of which the reader may be referred to the original memoir.

On reading BALFOUR's description the writer was so struck with the similarity of these changes to those termed by FLEMMING ('85) "chromatolysis", to those witnessed in the degeneration of the "megaspores" (i. e. primary germ-cells), and to those depicted and described concerning the dying germ-cells of Plate 44, that an examination of later *Scyllium*-embryos was resolved upon. BALFOUR's figures unfortunately throw no light upon the matter.

The examination of later "embryos" (39—70 mm) amply confirmed the suspicion. From this it presently became clear, that in both male and female specimens of *Scyllium canicula*, the form studied by BALFOUR, secondary germ-cells do degenerate with chromatolysis in testis or ovary in very late phases, long after the sex is established. BALFOUR's description refers to examples of 7 cm in length: the writer has witnessed the degeneration of such cells in specimens of 39, 45, 60 and 70 mm. This degeneration was erroneously described by BALFOUR as a second form of secondary germ-cell-formation.

Similar degenerative phenomena have been put on record by FLEMMING in Mammals and Amphibia and by O. HERTWIG in *Ascaris*. There is, therefore, nothing remarkable in the occurrence of this degeneration of germ-cells in *Scyllium*. The one novel point is, that the process may take place at any period of the life-history, for it is now known to happen in the very earliest phases of the development, in young and in older embryos, and in sexually immature and mature organisms.

A further conclusion is, that there is in Elasmobranchs one mode, and one only, of the formation of secondary germ-cells and follicles, to wit, that originally described by SEMPER, and confirmed by BALFOUR.

## XV. Germ-Cells, Germplasm, and Somatic Cells.

It is a far cry from the fishes to the hydroid polypes or Hydro-medusae. But it is largely owing to WEISMANN's researches on the

latter group, published in 1883 under the title "Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen", that the doctrine of the origin of germ-cells from somatic cells has become so firmly engrafted on the science.

In the interval from 1883 lie many of WEISMANN'S own classic memoirs, which, perhaps more than the writings of any other observer, cast grave doubts on the validity of certain of his conclusions in the aforesaid work.

It is not my intention to examine, or to attempt the task of criticising this great research — to do so except on the basis of new observations would savour of presumption — but, regarding it in the light of my own work, certain points in it call for notice.

As in 1883, so also in 1893 in his "Germ-plasm" WEISMANN sees no objection to the thesis, that even for a prolonged period the "Keimbahn" or germinal track may be in the somatic cells. The theory, for it is not an established fact, needs two hypotheses in its support, a continuity of a hypothetical substance, the germplasm, and its presence in all sorts of somatic cells, which, according to him, may become germ-cells. Both of these hypotheses become unnecessary on the demonstration of a morphological continuity of germ-cells, as shown in the closing pages of the present writing.

His hydroid work might be described, not as showing the origin of germ-cells at all, but as revealing and following their wanderings. In the light of my work on the skate he shows no origin of germ-cells; for he only treats of colonies of polypes, and does not go back to the youngest stages or phases, except of buds on the stem!

That certain germ-cells are in the manubrium or elsewhere as regular members of an epithelium proves nothing, for the same sort of thing obtains in the skate and other vertebrates after a certain portion of the development is completed, and in the skate the germ-cell has only taken up its position as a member of the epithelium after its wanderings are over.

No real transitions from epithelial or ectodermal cells to germ-cells are depicted. Certain of the figures are supposed to reveal this passage, but only in semi-diagrammatic fashion and the magnification employed is far too low, the highest being 480.

As a history of the wanderings of the germ-cells the facts he describes are of extreme interest and importance, regarded as showing the various origins of germ-cells — for, if WEISMANN'S conclusions be valid, their name is legion — they are incomprehensible and in-

credible. Why, for instance, should the germ-cells of the males of a species arise from different cells and even from a different organ and in a different locality from the female cells of the same species?

### XVI. Germ-Cells and Embryo.

According to current views the embryo forms the germ-cells, which are the provision made for future generations. This belief is the opposite of the truth. The germ-cells (that is to say, one of them) give rise to the embryo. The rest of the germ-cells make use of the latter as of a harbour of refuge for one portion of their life-cycle.

The prevailing, but erroneous, conception of the origin of the germ-cells is, indeed, not without its counterpart in embryology. The opinions maintained as to the origin of leucocytes and the nature of the thymus furnish an exactly analogous case. For twenty years past the majority of embryologists have believed and taught the "mesoblastic" origin of leucocytes and their invasion of the epithelial thymus. It is, perhaps, beside the point, that this dogma has from start to finish been based on the slenderest evidence. It may suffice, that it is utterly destitute of foundation. Leucocytes are not mesoblastic but hypoblastic, they do not originate in mesoblast, and thence invade the thymus, but they are the products of epithelial cells, derived from hypoblast, and they invade the "mesoblast" from the thymus.

The two errors referred to above, relating to the germ-cells and to the first leucocytes, illustrate the importance in research of a due and careful consideration of the possibilities. For it may happen, that the conclusion arrived at may be the very opposite of the truth.

Moreover, what is true of small things also holds for large ones. Our conception of animal development as a whole and the interpretations we place on its phenomena may exist merely in our imaginations. An illustration in point would be the so-called phylogeny of the germ-cells. In the preceding pages any reference to this to many embryologists most interesting subject has been carefully avoided, and for two reasons. In the first place, any attempt to use the facts recorded in the preceding pages in support of an hypothesis of the "ancestral history" — save the mark — of the "germ-organs" would be beset with insuperable difficulties, and, in the second, the con-

ception of the germ-cells as unicellular organisms is totally at variance with any revelation of their "phylogeny" in the development.

It is, therefore, not from ignorance of the trend of embryological opinion, but from a strong and decided objection to undertake a futile and impossible task, that this fairy-tale of the germ-cells is a blank in the present writing.

But to my mind there is another chapter of their history full of absorbing interest. It has already been stated, that the germ-cells are formed outside the embryo; indeed, that they are present before there is any embryo, and that they migrate into it after it has begun to unfold. Out of what do they wander? Out of a flattened blastoderm, which some thirty-five years ago the illustrious founder of the science of Comparative Embryology, CARL ERNST VON BAER, likened to the flattened or spread-out larva of an *Echinus*. He writes in a memoir of great import, but with an unfortunate title, as follows: "Man könnte dies Blastoderma des Vogels ebenso gut einen Larvenzustand nennen, denn dass die Larve des *Echinus* wie ein halbaufgeschlagener Parapluie aussieht, kann bei so weit abstehenden Thieren kein Einwurf sein gegen die Bemerkung, dass auch die Wirbelthiere, obgleich in übereinstimmender Reihe embryonaler Entwicklungen fortschreitend, doch im ersten Anfang sehr verschieden erscheinen. Das Blastoderm liegt schlaff auf dem Dotter. In den Echinodermen wird es durch feste Stäbchen offen gehalten, etc."<sup>1</sup>).

This passage, like many others in the same memoir, proves that VON BAER had at least an inkling of what I have termed "development by substitution of organisms", or antithetic alternation of generations.

Throughout the course of the present research the writer has endeavoured to the best of his ability to exclude any and every theoretical consideration; but, surveying his gleanings at the very close of the work, he cannot overlook, or neglect, the obvious bearings of some of the finds.

The facts, recorded in the preceding pages concerning the wanderings of the germ-cells of *Raja*, strikingly resemble in their general

---

1) VON BAER, CARL ERNST, Ueber Prof. NIC. WAGNER's Entdeckung von Larven, die sich fortpflanzen, Herrn GANIN's verwandte und ergänzende Beobachtungen, und über die Paedogenesis überhaupt, in: Bull. Acad. Sc. St. Pétersbourg, V. 9, p. 203—308, 1 plate, 1865. One of the most learned papers on general embryology ever written, of immense importance to every student of the science.

outlines the phenomena of the migrations of the like cells of the hydroid polypes from the stock into the sexual "persons". This fact forced itself into prominence in the course of the investigation, and, until it did so, no suggestion of any connection with an antithetic alternation of generations arose.

Times without number in the course of the microscopical studies the same idea intruded itself, "how like these migrations, this origin outside the sexual person, and this final attainment of a predestined position are to many of the phenomena, already described by WEISMANN in the Hydromedusae!" Fascinating though the study of the mode of vertebrate development and that of the origin of the embryo had for years been to me, no thought of the cropping-up of any problems of this nature existed, when the investigation of the germ-cells was undertaken. But it was to turn out quite otherwise!

On the present occasion the writer would gladly have refrained from the enunciation of any theoretical considerations, had not the observed facts revealed such new and peculiar relations of embryo and germ-cells, and had they not shown such significant bearings on the problem of the mode of the development.

The resemblances to and the differences from the phenomena presented by the Hydromedusae are, however, there, and they have to be reckoned with, or — ignored!

In the Hydromedusae, as WEISMANN has demonstrated, the germ-cells usually appear (or arise) at some point or other in the asexual stock, that is, at the bottom in an asexual person or generation. Thence they ultimately migrate into the sexual person, the medusa or its equivalent, that is to say, into the sexual generation. It is important to note, that, with the exception of a few doubtful and not well-understood cases, such as *Hydra* and *Cordylophora*, the sexual person, better generation, never totally disappears, no matter how great be its degeneration.

In this respect the reproduction and life-history of many a Hydrozoon resemble those of the highest plants. For in the latter also the sexual generation, though it may be reduced almost to nothingness, is still invariably represented by something in addition to the germ-cells.

In the Metazoa, on the other hand, as represented by the skate, the original germ-cells arise outside the embryo, and, indeed, before there is any embryo. If they be merely cells of the latter, set aside for future generations, as is generally held, why are they not in their

proper positions from the very start? Why do they not originate from epithelial cells, as WALDEYER maintained?

The germ-cells lie at first within the blastoderm, on which an embryo subsequently arises. We have, therefore, to consider the nature of three things, the blastoderm, the embryo, and the germ-cells.

On various developmental grounds the writer has now for some twelve years or more maintained the blastoderm to be the representative of an asexual generation, or larva, the phorozoon, on and in which the embryo or sexual generation takes its origin.

From a new direction and in a totally unexpected manner this conclusion acquires fresh support from the facts recorded in the preceding pages. If the blastoderm be not an asexual foundation or reduced larva, it is really remarkable, even inexplicable, how few of the cells, composing it and contained within it, take part in the formation of an embryo. The latter arises in a very small region at the hinder end of the blastoderm — at the end, indeed, where the cell-material is least abundant! One cannot study the formation of the embryo in longitudinal sections without being convinced of two facts. Firstly, the proliferating zone or “primitive streak” of embryonic formation is at first a very small area, which increases by what, to use a botanical term, might be called interstitial growth. Secondly, apart from this gradually increasing area, enlarged by growth and encroachments at the hinder end, the rest of the blastoderm, originally the greater part of the cell-material, appears to take no share and to have no concern in the formation of the embryo.

The structures otherwise formed within the former, blood-vessels excepted, never become parts of the embryonic body, and the blastoderm as a whole in its growth around the yolk-sac in like manner forms structures of an evanescent character.

Very similar features obtain in development elsewhere.

There is, perhaps, no region of embryology so deeply explored as Elasmobranch development. As compared with the work done here, from the time of BALFOUR and SEMPER onwards until to-day, the development of most other groups of animals has been little studied. More solid service is rendered to science by 10 years of study and work on one animal, or on a restricted group, than in 10 memoirs, published one every year, on as many different animals. It will not be necessary to cite examples of chameleonic and kaleidoscopic research. Illustrations of the first kind of work are afforded by the masterly researches of E. B. WILSON and EISIG in the Annelida. And

in these very cases nothing is more striking in the many remarkable results of their researches, than the small amount of cell-material, out of which the embryo takes its birth. The rest here goes to form the larva, and probably the germ-cells, though this latter point is not as yet sufficiently worked out. And so also in the Elasmobranchs, a large portion of the cleavage-material being set aside as the germ-cells.

Coming now to the second point, the formation of an embryo. In the skate it would be a difficult, if not an impossible, task to follow its "cell-lineage" back to the early segmentation. If this could be carried out, the whole of the embryo would undoubtedly be traceable to a single cell, representing one of the original primary germ-cells. Theoretically, the whole of the embryo, except possibly its gut, or a portion of it, is derivable from this cell — a cell of a certain cleavage phase.

EISIG demonstrates for *Capitella*, that the theoretical scheme of the cleavage may not be realised in fact. But, even with the modifications added in the course of ages, the main parts of the worm arise within the larva from two special cells, known as the "somatoblasts". What he writes concerning these two cells is of extreme interest, and as an example the following may be cited: "Bevor ich in der Schilderung der Eitheilungen fortfahre, möchte ich speciell der Theilungen zweier Zellen, nämlich der beiden Somatoblasten, gedenken, weil diese weder im Tempo, noch im Modus ihrer Theilungen sich dem für die Eifurchung im Uebrigen geltenden Schema unterordnen, dagegen ganz so wie selbständige Centren, oder wie Eier im Ei verhalten, welche unbekümmert um die übrigen Anlagen ihrem speciellen Ziel zustreben" <sup>1)</sup>.

The two cells here referred to are those, by whose divisions the main parts of the future worm are laid down. The phrases spaced in the above are of great significance. The two cells by their products strive at the attainment of their own special ends, the formation of the "embryo" or worm, and in this they act as independent centres, or as eggs within the egg, not concerning themselves about the remaining foundations.

With the difference that at present one is obliged to speak of a group of cells, where EISIG is in the more fortunate position of having

1) EISIG, HUGO, Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 13, p. 1—292, 9 plates, 1898. Passage cited p. 17. For a different interpretation of EISIG's finds see: Biol. Ctrbl., V. 22, p. 354—355.

but one or two original cells, what he here writes might be applied word for word to the formation of the Elasmobranch embryo on a blastoderm. But, lest the writer should be supposed to see this only in his own imagination, let it be added, that the sudden change in the direction of growth and cell-division at the close of segmentation was commented upon some years ago by R. ASSHETON<sup>1)</sup> in the development of the frog.

The gist of the whole matter is, that the primary product of the segmentation of *Raja* is the foundation (Anlage) of an asexual generation or phorozone, this containing, also as products of the cleavage, a certain number of primary germ-cells. This foundation with its contained germ-cells is the morphological equivalent of the hydroid polype of a Hydrozoon. It differs from this latter, apart from points of anatomy, in being unable to increase by budding, and in giving rise to but one "sexual person" or "embryo".

Occasionally, of course as an abnormality, or as a more or less perfect twin, two such embryos may form upon it. Often these do not get beyond the "primitive streak" phase. Cases of this kind have been recorded by SPENCER in the chick, by ASSHETON in the sheep, and by others. It has already been stated, that the "embryomas" of WILMS are embryologically to be looked upon as such abortive twins.

AS VON JHERING<sup>2)</sup> long ago pointed out, the generally accepted idea, that the origin of but one single embryo from an egg is the normal and primitive (ursprüngliche) condition, is the opposite of the truth. He insisted, that in fact the origin of several embryos from one egg must have been the original condition (just as numbers of medusae with their cargoes of germ-cells take their birth from one asexual stock, itself the product of one fertilised egg). For one of the Edentata, *Praopus hybridus*, he proved this to be the case. Here he found, that several embryos, each with its own amnion, occupied one common chorion, and that all the animals were of the like sex, either male or female. But for the latter circumstance and but for the fact, that abortive germs of early periods also obtained in the one chorion, the observation might possibly bear the interpretation, that the foetal membranes had fused together to form one chorion.

---

1) ASSHETON, R., The growth in the length of the frog embryo, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 37, p. 223—243.

2) VON JHERING, HERMANN, Ueber "Generationswechsel" bei Säugethieren, in: Biol. Ctrbl., V. 6, p. 532—539, 1886.

A full account of VON JHERING's paper, which is in a very accessible journal (as well as in: Arch. Anat. Physiol., 1886, p. 743—750) would take up too much time and space. Let it suffice, that the author clearly recognised the full significance of his finds on general problems of embryology, like-twins, and the mode of the development.

This paper is now 15 years old; but, so far as the writer is aware, no account of the contained finds has found its way into any text-book, and without doubt the discovery, which has been neither refuted, nor accepted, has passed without influencing scientific opinion at all!

Its author had at least the reward, mentioned by a recent writer<sup>1)</sup>, that "he will thereby attain the fame of all true scientists, of being thoroughly disbelieved when he writes the truth".

With the unfolding of an embryo, and almost from the commencement of this, there begin the wanderings of the primary germ-cells into it. This process, as already insisted, is exactly comparable to the migrations of the germ-cells of a Hydrozoon from an asexual stock either into the developing "sexual person" or into the site of its formation.

Finally, the germ-cells themselves remain to be considered. That these are unicellular organisms, passing one part of their life-cycle in a sterilised individual, the Metazoon, formed by one of them, is clearly enough laid down in preceding pages.

For the animal kingdom at least this idea seems to entail a completely new conception of the nature of a Metazoon and of the relative rôles of it and the germ-cells. Admittedly, the original stock, from which the Metazoa developed, were unicellular forms. Perhaps too, it may be accepted as certain, that the majority of zoologists and embryologists regard the formation of "sexual products", eggs and sperms, as a "reversion" to this Protozoan ancestral type.

This latter appears to be quite erroneous, and there is all the more satisfaction in revealing its fallacious nature, in that like some other groundless dogmas of embryology, it is at its basis a survival of the Naturphilosophie, according to OKEN.

In dealing with embryological and other problems it is well to regard them from every side, not forgetting the inside also. Since OKEN's time, if not before it, embryologists have been true to their

---

1) Words by an Eye witness, by "Linesman", p. 317, 1901, BLACKWOOD, London and Edinburgh.

name, and in developmental researches they have looked only at one aspect of the question, the formation of an embryo. It is, perhaps, to the recapitulation-theory of KIELMEYER and OKEN that the blame of this should be laid.

The formation of an embryo is a mere incident in a certain chain of phenomena!

The main purpose of these is the development of a new set of germ-cells.

In nature, in fine, the formation of a set of germ-cells is of infinitely greater importance than the development of an embryo.

Confessedly, our schemes and nomenclatures are all conveniences of our own, about which Nature never concerns herself in the least — “Die Natur geht ihren Gang, und was uns als Ausnahme erscheint, ist in der Regel” (GOETHE).

The kind of animal life, on which most of her fostering care is bestowed, is that of the unicellular organisms. As WEISMANN has shown, these from their nature are practically endowed with immortality. To a recognition of this attribute may be ascribed the circumstance, that she made them the basis of what we term Metazoa and of the life-histories of the latter.

At the bottom all animal life is made up of unicellular organisms. At the sacrifice of their Protozoan characters to some of these is given the formation of what we term a Metazoon. This is really a sterilised person, which by the sacrifice of its unicellular attributes has landed itself in a cul-de-sac by blossoming-forth into a so-called “sexual person” or Metazoon. Its life is limited, for it has got out of the eternal round, making up the cycle of life of a unicellular organism.

Whereas the life of the latter may be represented by a circle, on which at a certain point, the conjugation, there starts a new circle, the life of a Metazoon is a straight line of limited length. The germ-cells, on the other hand, by retaining their unicellular characters from generation to generation, steer clear of the cul-de-sac of embryonic formation. As long as they can go on like the Protozoa increasing by fission, and, finally, after a new conjugation passing a portion of the new cycle in an embryo, formed by the self-sacrifice of one of their number for the good of the rest, so long their tenure of life is secured.

In witness of the truth of this how many Metazoa are there not, whose individual lives are drawn out but long enough for the neces-

sary number of divisions of the germ-cells, their ripenings, and their new conjugations?

At this point it is fitting to indicate how closely the line of thought of the present chapter resembles certain ideas and doctrines enunciated by WEISMANN long ago. Three of his essays, published in 1882, 1883, and 1884, with the respective titles "Die Dauer des Lebens", "Ueber die Vererbung", and "Ueber Leben und Tod", contain, among the wealth of ideas, which characterises them, conceptions so like some of those of the present chapter as almost to raise a suspicion of plagiarism.

That there is no plagiarism on my part will, I trust, be quite clear from the circumstance, that at the time, when WEISMANN'S essays were written, our knowledge of the life-cycle of a germ-cell, that is, of the ripening processes, reduction of chromosomes, etc., was not such that any real valid comparison of them with unicellular organisms could be made.

It is, however, on the complete homology of germ-cells and unicellular organisms and on the close correspondences of their life-cycles that my conclusions are based. On this conception of the germ-cells as unicellular organisms the consequences I have drawn seem to follow as a matter of course.

Although WEISMANN has long foreseen and insisted upon the immortality of the germ-cells and their resemblance to the unicellular organisms in this respect, one searches in vain in his writings for a recognition and acknowledgment of the germ-cells as unicellular organisms.

On p. 22 of the third essay he even speaks of the germ-cells as surrounding themselves with a soma, a point also developed in the present chapter.

On the other hand, his conception of the cycle of the individual development differs in toto from that, which my work of the past 12 years and more has forced me to adopt as the only true one<sup>1</sup>). And, as previously mentioned, he maintains in many cases at least the possibility of somatic cells becoming germ-cells.

My conclusions as to the germ-cells, in so far as they are contained in the present chapter, though based on other facts and

---

1) As elsewhere already written, "direct development" in the Metazoa is as much an impossibility as epigenesis, or as the formation of germ-cells from somatic cells.

different premisses, in important respects resemble the earlier ones of WEISMANN. His insight into these problems, especially when one considers that the essays dealing with these questions were written so long ago, is something marvellous.

One may express the hope, then, that in the above statement WEISMANN'S priority in certain points would be fully acknowledged: in other matters I have no wish to attempt to commit this great zoologist to individual views of my own.

My approach of these questions is purely from the morphological standpoint. From this aspect the formation of an embryo is a mere incident — the lot drawn by one unfortunate germ-cell — the morphological continuity of the germ-cells, on the contrary, and with it the recognition of their nature as unicellular organisms, is everything.

In Nature, then, the multicellular individuals or Metazoa are the drones of the hive — only retained until their purpose is carried out. Their task is to harbour and nourish the unicellular organisms, known as germ-cells, during a certain portion of the life-cycle. This accomplished, their part is played.

WEISMANN writes “es besteht eine vollkommene Continuität des Lebens” — Nature demands a continuous and constant succession of life, and this she can only obtain by the aid of unicellular organisms.

The Metazoan individuals are but her tools!

### **XVII. The so-called Germinal Epithelium.**

For nearly thirty years embryologists have believed and taught the origin of germ-cells or “primitive ova” from epithelial cells of the embryo, more particularly from the germinal fold of the peritoneum. This doctrine is based on the classic investigations of WALDEYER (71).

There is no germinal epithelium!

The germ-cells of Vertebrates do not arise from any part of the embryo. They are not products of any organ, of any epithelium of the embryo. The embryo only forms those structures, which make up its own body, which are parts of its soma. The germ-cells are in no sense parts of the soma<sup>1</sup>). They are distinct entities, not really necessary for the individual existence of the embryo. In the skate

1) Originally “as WEISMANN has insisted” was here written, but a renewed reference to his works showed, that in many cases at least he had maintained an origin of germ-cells from somatic cells.

they arise before there is any embryo at all. Instead of being cells of a younger generation than the embryo, as they would be if derivatives of a germinal epithelium, they are in reality up to a certain point of the like generation. They are sister-cells of the embryo — “Geschwister” with it, to use a German phrase, for which there is no English equivalent. They are not in any sense the progeny of the embryo.

After prolonged and careful investigation of the origin and early history of the primary germ-cells of *Raja*, conducted after the best and most exact methods, it must be emphatically stated, that in this animal there is no particle of evidence to be found, pointing to an origin of a single germ-cell from any cell or cells of the embryo.

The transition-stages from epithelial cell to germ-cell, of which among others SEMON ('87) speaks so confidently without figuring a single one, are in the skate<sup>1)</sup> only conspicuous by total absence. Had they existed, they would have been seen; for the writer can claim a unique acquaintance with such transitional cells in the cases of ganglion-cells and leucocytes. Probably he has seen more transitional cells, leading to these two latter kinds of cells, than any other investigator.

The change from epithelial cell to germ-cell, though asserted times without number, has never really been depicted, and in all probability it has never actually been observed. Indeed, it does not exist.

BORN in his review speaks of the overwhelming testimony of research as in favour of WALDEYER'S view. This is not the impression, which a study of the literature has made on my mind. BALFOUR'S and SEMPER'S classic researches go to show the complete absence of genetic relationship between germinal epithelium and germ-cells. Both investigators certainly accepted WALDEYER'S view, but it would be difficult to cite from their researches a single observation really supporting it.

At this juncture it may be permitted to an old pupil of his the payment of a tribute of admiration to SEMPER'S really classic researches on the urinogenital system of Elasmobranch fishes. They form now, more than 25 years after he wrote them, the foundation of our knowledge of this system in Vertebrate animals. They are, and will probably long remain, among the finest investigations in Vertebrate embryology ever carried out. Only those, who were privileged to know SEMPER, are aware at what cost!

1) And in the chick also. Compare, further, NUSSBATH (1901).

Of the workers since then it cannot be said, that they have furnished the epithelial view of germ-cell origin with any particular support in fact. Notwithstanding this, no single one of the current textbooks on embryology regards the question other than from WALDEYER'S standpoint.

RÜCKERT'S reference of the germ-cells to the segmented mesoblast reduces itself to a statement of their supposed segmental distribution; and, regarded as one of their origin, it is quite unproved and still to be worked out. Moreover, their segmental origin is completely at variance with the facts. As to the term "gono-nephrotome", introduced by RÜCKERT, RABL'S criticism is strongly reinforced by the facts of the present writing. In face of RABL'S discovery ('96), that but few of them, comparatively speaking, occur in the segmented mesoblast, and my record of far more in other places, the retention of the term becomes needless. This remark applies with even greater force to the expression "gonotome". This as a definite structure is purely a figment of the imagination.

The authors, who support WALDEYER'S view of the origin of germ-cells from epithelial cells are FOULIS, JUNGERSEN, SEMON, JANOŠIK, BÜHLER, KÖLLIKER and NAGEL. MIHALKOVICS occupies a peculiar position. He asserts, that the so-called "primitive ova" produce no sexual elements, and the origin of these he refers to the germinal epithelium. That is to say, he completely reverses the facts. The observations of all these investigators have this feature in common with the original ones of WALDEYER, that they deal with comparatively late stages; and, therefore, it may be said of them, that they prove nothing whatever as to the first origin of the germ-cells.

The researches of NUSSBAUM, HOFFMANN, PRENANT, EIGENMANN and WHEELER all go to disprove any genetic relationship between the germinal epithelium and the "primitive ova" or germ-cells.

In his recent contribution to the subject RABL ('96) never refers to either of the above views; but from the circumstance, that he traces back the first germ-cells to embryos of 18 somites, and hints that the possibility of an even earlier occurrence cannot be excluded, his researches furnish no support to the epithelial view, and point, in fact, in the other direction.

The researches of NUSSBAUM and others, so far as they go, all favour an origin of germ-cells independently of the tissues of the embryo; or, at any rate, they lend no support to a relationship with any particular tissue or group of cells. Unfortunately these obser-

vations, those of NUSSBAUM and EIGENMANN excepted, are very fragmentary in character, and they tell very little.

HOFFMANN has seen and correctly interpreted vagrant germ-cells in the mesoderm of the mesenterial root. PRENANT records their occurrence on parts of the peritoneum adjacent to the germinal epithelium. WHEELER ('99) finds the germ-cells of the lamprey to be represented at a very early period by a few large cells, situated at the junction of mesoblast and hypoblast.

Of all these authors the one, whose results bear most resemblance to mine, is EIGENMANN ('92). His original observations are also described in two subsequent works without any further new facts as to the first origin of the germ-cells in the Teleost *Cymatogaster* = *Micrometrus*. The number of the original germ-cells, found before any protovertebrae were present, and surmised to have been derived from a very early period of the egg-cleavage, the fifth division, is very limited, being from 9 to 23. These remain constant for a very long time, except that two of them in the gill-region and two others near the middle of the body "are lost": that is, they probably degenerate. In his record of their presence far forward in the embryo, the disappearance of some of them, their migrations, and their very early origin EIGENMANN'S researches are in agreement with mine. Curiously enough, although he relegates their origin to an early period of the cleavage, he repudiates as absurd NUSSBAUM'S view, that the "sex-cells" are special cells of the segmentation-period, which take no share at any time in building up the individual.

### XVIII. The morphological Continuity of Germ-Cells.

NUSSBAUM'S conclusion was enunciated at least twenty years too soon. It deserves a place of honour much higher than it has hitherto occupied. Perhaps now, after we have witnessed the work and writings of WEISMANN, the results of the researches of BOVERI, HÄCKER, O. HERTWIG, RÜCKERT and SPEMANN — to name only a few of the most prominent workers in this field — the absurdity of NUSSBAUM'S conclusion may not be so palpable.

For myself, in reviewing the actual facts of my observations, I most emphatically endorse the correctness of his brilliant idea. There is no real evidence, showing that germ-cells are ever formed from any part of the embryo. If no part of the embryo be used up in forming them, though in it, they are not of it. In the skate they are formed long before there is any embryo at all. As already in-

sisted, each germ-cell is the sister-cell of the cell, destined to give rise to the embryo. Up to a certain point they are cells of the like generation with it. Were one of them to begin development alongside of the developing embryo, the result would be the production of a more or less perfect twin. This is practically what happens in the growth of a dermoid in the ovary, testis, or elsewhere. In such abnormal cases, the embryomas of WILMS, the embryoma, if it became a fully developed individual, would be the sister of the form, in which it arose, and not its offspring.

The germ-cells of like-generation with the embryo, or primary ones, are destined for future generations; and before they, or any of them, develop and form normal embryos, they undergo many divisions, forming secondary germ-cells: and, finally, these pass through the processes we term ripening etc. In undergoing these divisions they cease to be of the same generation as the form, which harbours them, and they become members of a morphologically different and younger generation.

The term "of the like generation" here employed may be objected to as a misnomer. That is a disadvantage, which it shares with the name germ-cell or "Keimzelle" of German authors. Keimzellen according to HIS are certain cells of the developing nervous system. The same name is applied by RÜCKERT and HIS to cells of the segmentation, not identified as the future "sexual cells".

In *Raja batis* the germ-cells and the original embryonic cell are in the strictest sense of the like generation up to a certain point. At this, the parting of the ways, the comparison ceases. The cell, destined to form the embryo, parts company from the germ-cells, which for a while remain in a resting phase. It is from this point, that the real beginning of the unfolding of the embryo must be taken as dating. It and its cells can no more revert to this starting point than a man can return to his childhood. The life of the individual has been initiated.

While all this is taking place, the germ-cells have remained passive. If one or other of them come into activity, the result is the abnormal production of a twin, or of a pathological growth or dermoid, an abortive embryo. Anon, the time arrives for the awakening of the primary germ-cells, and for the formation of secondary germ-cells. They begin to increase, but this multiplication is such, that no differentiations, comparable to those which produced the embryo, result. Instead thereof, a much greater number of secondary germ-cells

arises. Probably with the new divisions the faculty of developing spontaneously becomes lost. At any rate, they have entered upon a portion of a life-cycle, leading directly to a new conjugation of gametes, and most certainly they have evaded the line, ending in a cul-de-sac, the formation of an embryo.

If one examine the life-cycle of the germ-cells from any conjugation to a succeeding one, leaving out of consideration the formation of a larva or of an embryo, it is obvious, that in all its details it resembles closely the life-cycles of many Protozoa.

Conjugation of two unlike gametes is followed by a number of cell-divisions, the products, the primary germ-cells, containing the duplicated number of chromosomes. Then comes a resting phase, conditioned by the environment within the developing embryo. By and by, there are new divisions, still with duplicated chromosomes, the products being the secondary germ-cells, and these mitoses culminate, as in many Protozoa, in certain divisions, preceded by a reduction of chromosomes, just prior to a new conjugation.

Indeed, the germ-cells may be regarded as unicellular organisms, which pass one part of their life-history within a multicellular sterilised stock, the embryo, or Metazoon, formed by one of them at a definite period in the life-cycle.

Necessarily, from this point of view the immortality, postulated by WEISMANN for the Protozoa and for the germ-cells of the higher animals, but denied by him to the Metazoa themselves, attaches to the germ-cells, and not to the embryo.

In this way the continuity of a hypothetical germ-plasm resolves itself into an actual morphological continuity of germ-cells.

---

Note. In Part II of "The Germ-cells" the germ-cells of *Pristiurus*, as worked out in some 56 embryos and blastoderms, will be treated of. In Part III it is intended to resume the account of observations upon *Raja batis*.

---

### Literature cited.

---

1878. BALFOUR, F. M., A Monograph of the development of Elasmobranch Fishes, London, Macmillan.
1878. —, On the structure and development of the Vertebrate ovary, in: *Quart. J. microsc. Sc.*, V. 18.
- \*1900. BEARD, J., The morphological continuity of the germ-cells in *Raja batis*, in: *Anat. Anz.*, V. 18, p. 465—485.
- \*1902. —, The germ-cells of *Pristiurus*, in: *ibid.* V. 21, p. 50—61.
- \*1902. —, The numerical law of the germ-cells, in: *ibid.* V. 21, p. 189—200.
- \*1902. —, Heredity and the epicycle of the germ-cells, in: *Biol. Ctrbl.*, V. 22, p. 321—328, 353—360, 398—408, 3 figures in text.
1895. BORN, G., Die Entwicklung der Geschlechtsdrüsen, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 4, p. 592.
1892. BOVERI, T., Befruchtung, *ibid.* V. 1.
1899. —, Die Entwicklung von *Ascaris megalocephala*, in: *Festschr. KUPFFER*, p. 383—430, 6 pls.
- \*1908. BOUIN, M., Histogenese de la glande génitale femelle chez *Rana temporaria* (L.), in: *Arch. Biol.*, V. 17, p. 201—381, 4 pls.
1892. EIGENMANN, C. H., The precocious segregation of the sex-cells in *Cymatogaster aggregatus*, in: *J. Morphol.*, V. 5, p. 481 to 492, 1 pl.
1896. —, Sex-differentiation in the viviparous Teleost, *Cymatogaster*, in: *Arch. f. Entw.-Mech.*, V. 4.
1885. FLEMMING, W., Ueber die Bildung von Richtungsfiguren in Säugethiereiern beim Untergang der GRAAF'schen Follikel, in: *Arch. Anat. Physiol., Anat. Abth.*, p. 221—244.
1887. —, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelle, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 29.
1875. FOULIS, J., The development of the ova etc., in: *Trans. Roy. Soc. Edinburgh*, V. 27.
1875. GOETTE, A., Entwicklungsgeschichte der Unke, Leipzig, loc. cit. p. 31—32.
1896. HÄCKER, V., Ueber die Selbständigkeit der väterlichen und mütterlichen Kernbestandtheile etc., in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 46.

1897. HÄCKER, V., Die Keimbahn von Cyclops, *ibid.* V. 49.
1880. HERTWIG, O., Die Chätognathen, in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 14.
1886. HOFFMANN, C. K., Zur Entwicklung der Urogenitalorgane bei den Anamnia, 8., in: *Z. wiss. Zool.*, V. 44, p. 629.
1885. JANOŠIK, J., Histologisch-embryologische Untersuchungen etc., in: *SB. Akad. Wien*, V. 91, p. 97—199, 2 pls.
1890. —, Bemerkungen über die Entwicklung des Genitalsystems, *ibid.* V. 99, p. 260—288, 1 pl.
1889. JUNGENSEN, H. F. E., Beiträge zur Kenntniss der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen, in: *Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg*, V. 9, p. 89—219.
1879. KÖLLIKER, A., *Entwicklungsgeschichte des Menschen etc.*, Leipzig.
1895. KROMPECHER, E., Die mehrfache indirecte Kerntheilung, in: *Verh. Anat. Ges.*, p. 52.
1885. MIHALKOVICZ, v., Entwicklung der Harn- und Geschlechtsdrüsen, in: *Internat. Monatschr. Anat.*, V. 2.
1889. NAGEL, W., Die Entwicklung des Urogenitalsystems des Menschen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 34, p. 269—384, 4 pls.
1880. NUSSBAUM, M., Zur Differenzirung des Geschlechts im Thierreich, *ibid.* V. 18, p. 1—121.
- \*1901. —, Zur Entwicklung des Geschlechts beim Huhn, in: *Verh. anat. Ges. (Bonn)*, p. 38—40.
1889. PRENANT, A., Contribution à l'histiogenèse du tube seminif., in: *Internat. Monatschr. Anat.*, V. 6, p. 1.
1889. —, Remarque à propos de la constitution de la glande génitale indifférente etc., in: *CR. Soc. Biol.*, (9) V. 2, p. 192.
1896. RABL, C., Theorie des Mesoderms, 3. Ueber die Entwicklung des Urogenitalsystems der Selachier, VI. Ueber die erste Entwicklung der Keimdrüse, in: *Morph. Jahrb.*, V. 24, p. 747—756.
1887. RÜCKERT, J., Ueber die Anlage des mittlern Keimblatts und die erste Blutbildung bei Torpedo, in: *Anat. Anz.*, V. 2, p. 97 and 154.
1888. —, Ueber die Entstehung der Excretionsorgane bei Selachiern, in: *Arch. Anat. Entw., Anat.*, p. 205—278, 3 pl.
1895. —, Ueber das Selbständigbleiben der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz während der ersten Entwicklung des befruchteten Cyclopseies, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 45.
1899. —, Die erste Entwicklung des Eies der Elasmobranchier, in: *Festschr. KUPFFER*, p. 581—704, 8 pls.
1887. SEMON, R., Die indifferente Anlage der Keimdrüsen beim Hühnchen etc., in: *Jena. Z. Naturw.*, V. 21, p. 46—86, 1 pls.
1875. SEMPER, C., Das Urogenitalsystem der Plagiostomen etc., in: *Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg*, V. 2.
1870. WALDEYER, W., *Eierstock und Ei*, Leipzig.
1882. WEISMANN, A., *Ueber die Dauer des Lebens*, Jena.

1883. WEISMANN A., Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydro-medusen, Jena.
1883. —, Ueber die Vererbung, Jena.
1884. —, Ueber Leben und Tod, Jena.
1893. —, The germplasm, a theory of heredity.
1899. WHEELER, W. M., The development of the urinogenital organs of the Lamprey, in: Zool. Jahrb., V. 13, Anat., p. 1—88, 7 pls.
1885. WILMS, MAX, Ueber die Dermoidcysten und Teratome etc., in: Deutsch. Arch. klin. Med., V. 55, p. 1—108, 3 pls.
- \*1902. WOODS, F. A., Origin and migrations of the germ-cells in Acanthias, in: Amer. J. Anat., V. 1, p. 307—320, 14 figures in text.
1896. ZIEGLER, H. E., Die Entstehung des Periblasts bei den Knochenfischen, in: Anat. Anz., V. 12, p. 353—370, 12 figs.
- 

Note. The memoirs marked by asterisks are given in the list for the sake of completeness, as well as for reference on future occasions.

---

## Description of Plates.

### Plate 43—44.

All the figures were drawn under the ZEISS-ABBE camera (No. 44a) at the level of the stage of the microscope, length of tube 160 mm. The magnification is 1500 diameters (ZEISS' 2 mm apochromatic n. ap. 1.30 with compens. ocular 12), except figs. 13, 26, 27, 51 and 52, in which it is 750 (2 mm apochromatic, ocular 6). All the figures have been reduced in the process of lithography to two-thirds of their original sizes, and, therefore, the apparent magnifications are 1000 and 500 diameters. All the figures are from transverse sections of embryos or from blastoderms of *Raja batis*.

The numbers refer to series/slide, row of sections, and section. t signifies top of row, b bottom of row, that is to say, the counting of the number of the section has been from the top of the row or its bottom. Thus, 661/2, 8 r. 10 t. signifies: series 661, slide 2, row of sections 8, 10th section from the top of the row.

*ep* epiblast, *g. c* gut-cavity, *g. n* germinal nidus, *hy* gut or hypoblast, *p* pericardium, *s. i. v* subintestinal vein, *so* somatopleure, *sp* splanchnopleure.

### Plate 43.

Fig. 1. Germ-cell in the normal position. 661/2, 8 r. 19 t. 9 mm embryo.

Fig. 2. A normally placed germ-cell. 622/last r., 25 b. 9 mm.

Fig. 3. A primary germ-cell from the germinal nidus of a  $28\frac{1}{4}$  mm embryo, showing persistence of yolk and absence of same in the somatic cells. 627/4, 5 r. 13 t.

Fig. 4. A normally placed germ-cell of large size. 688/3, 2 r. 12 b. 9 mm.

Fig. 5. A normally placed germ-cell. 687/2, 5 r. 2 t. 7 mm.

Fig. 6. A primary germ-cell in the epiblast of the gill-region and just beneath a gill-pouch. 3rd of 5 sections. 661/1, 4 r. 24 t. 9 mm.

Fig. 7 A—D. The germ-cells so lettered in text-figure C, p. 666. A and C are as large as B in neighbouring section. Two sections further on A is closely followed by a similar one. In this embryo there are many others equally good in the same slide and even in the same row of sections. Embryo 7 mm, 80 somites. 687/2, 1 r. 32 t.

Fig. 8. A large normally placed germ-cell from the same embryo. 687/2, 5 r. 10 t.

Fig. 9. A germ-cell lying beneath the splanchnopleure not far from the gut, and evidently in movement. 8.5 mm. 685/2, 8 r. 9 t.

Fig. 10. An amoeboid sub-peritoneal germ-cell with duplicated nucleus. In the preparation many similar ones are near it. 10 mm. 410/4, 3 r. 21 b.

Fig. 11. Three sub-peritoneal germ-cells in amoeboid movement. 410/4, 3 r.

Fig. 12. Two germ-cells from the germinal nidus of an embryo of 42 mm, to show their size and amount of yolk. 642/11, 7 r. 5 t.

Fig. 13. A germ-cell encapsuled in the epiblast of the side-wall of the posterior gill-region. 410/2, 2 r. 10 t.

Fig. 14. A germ-cell in the connective tissue of the root of the mesentery in an embryo of 42 mm. 642/9. 2 r. 5 t.

Fig. 15. Another germ-cell from the same embryo. This one lay in the epithelium of the body-cavity at the level of the spiral valve. 642/9. 2 r. 10 t.

Fig. 16. A germ-cell projecting into the coelom from the under-side of the subintestinal vein. The latter was still double. 410/4, 2 r. 5 t.

Fig. 17. The mid-section of three through a germ-cell lying free in the body-cavity. 19 mm. 677/3, 3 r. 20 t.

Fig. 18. A large germ-cell lying between epiblast and mesoblast of the ventral portion of the pericardium. The position of the nucleus was clear, but not its characters. The figure shows the third of five sections. 10 mm. 414/7, 1 r. 3 b.

Fig. 19. A germ-cell projecting into the coelom from the extreme ventral aspect of the somatopleure. 410/4, 2 r. 9 t.

Fig. 20. A germ-cell in the coelom applied to but not in the germinal nidus. 32 mm. 454/10, 3 r. 15 t.

Fig. 21. Two germ-cells on the splanchnopleure near one of the subintestinal veins, *s.i.v.* 9 mm. 684/3, 3 r. 15 b.

Fig. 22. An amoeboid germ-cell found in three consecutive sections, lying under the epiblast and just beneath the segmental duct. 10.5 mm. 419/4, 4 r. 14 t.

Fig. 23. A germ-cell almost at the extreme ventral aspect of the peritoneum.

The latter forms two pouches here, which are not yet fused across the middle line. 6.5 mm. 393/3, 3 r. 11 t.

Fig. 24. A wandering germ-cell between splanchnopleure and gut just posterior to the pronephros. 393/2. Last row but one, 12 t.

Fig. 25. A partially encapsuled germ-cell in the gut-epithelium and projecting into the gut-cavity. 393/4, 1 r. 1 t.

Fig. 26. A group of four germ-cells of 0.02 mm, lying between splanchnopleure and gut. 393/2, last row but one, 1 t.

Fig. 27. Two germ-cells between epiblast and mesoblast of the ventral side of the pericardium. 393/2, 1 r. 16 t.

Fig. 28. Two amoeboid germ-cells under the splanchnopleure and near the future germinal nidus. 11 mm. 402/4, 2 r. 12 t.

#### Plate 44.

Fig. 29. A large amoeboid germ-cell between splanchnopleure and gut. The (little) yolk in the cells of the gut-epithelium and splanchnopleure is not represented. 393/2, 4 r. 10 t.

Figs. 30 and 31. Germ-cells in the gut-epithelium of two embryos of 19 and 21 mm. 677/3, 3 r. 20 t. and 617/3, last r. 23 b.

Fig. 32. Four primary germ-cells, of which one is in mitosis, in the germinal nidus of an embryo of 22 mm. 652/4, 1 r. 18 t.

Fig. 33. A portion of the germinal nidus and two secondary germ-cells from an embryo of 54 mm. 245/18, 2 r. 5 t.

Fig. 34. A germ-cell migrating through the splanchnopleure into the body-cavity. 393/4, 1 r. 1 t.

Fig. 35. An amoeboid germ-cell found in the gut-cavity. 393/4, 1 r. 13 t.

Fig. 36. A large amoeboid germ-cell of 0.05 mm lying between splanchnopleure and gut. The middle section of five is depicted. 393/2, 1 r. 3 t.

Fig. 37. A section of the germinal nidus, with four primary germ-cells, of an embryo of 32 mm. 454/10, 4 r. 1 t.

Figs. 38, 39, 41, 42, and 44 illustrate the degeneration of certain germ-cells by simple atrophy with chromatolysis. For description see text, section XIII. From embryo No. 454, 32 mm.

Fig. 38, 454/10, 4 r. 7 t.; Fig. 39, 454/10, 4 r. 3 t.; Fig. 41, 454/12, last row, 9 t.; Fig. 42, 454/10, 4 r. 7 t.; Fig. 44, 454/13, 4 r. 10 t.

Fig. 40. An abnormally small germ-cell free in the body-cavity of embryo No. 454. 454/10, 4 r. last section. Probably it shows the commencement of simple atrophy.

Figs. 43, 45, 46, 47, and 48 illustrate the degeneration of free coelomic germ-cells, by the formation of concentric nests (concentric corpuscles). Fig. 48 is from embryo No. 419, the others are from embryo No. 454.

Fig. 43, 454/12, 2 r. 6 and 7 t; Fig. 45, 454/10, 3 r. 8 t; Figs. 46 and 47, 454/9, 2 r. 9 and 10 t, and Fig. 48, 419/6, 2 r. 17 t.

Figs. 49 and 50 show germ-cells from the "germinal cavity" in the preembryonic period (No. 434). They demonstrate the duplication of the nucleus. The yolk is not represented.

Fig. 51. A section through a group of germ-cells lying just outside the pericardium. 14 mm. 634/1, 7 r. 33 t.

Fig. 52 A—H. The germ-cells, or their forerunners, shown in Fig. B, p. 655. Embryo No. 691, 2.7 mm. 6 r.

---

*Nachdruck verboten.  
Uebersetzungsrecht vorbehalten.*

# The Determination of Sex in Animal Development.

By

**John Beard, D. Sc.,**

University Lecturer in Comparative Embryology, Edinburgh.

With plate 45 and 3 text-figures.

---

“Das unaufhörliche Werden also, und nicht das unaufhörliche Bestehen, ist das Ziel im Haushalte der Natur.” — CARL ERNST VON BAER.

“For indeed, the further we go and the more closely we study, the more plainly is it brought home to us, that we merely are waifs, shipwrecked on the ocean of Nature; and ever and anon, from a sudden wave more transparent than others, there leaps forth a fact, that in an instant confounds all we imagined we knew.” — MAURICE MAETERLINCK, *The Life of the Bee*.

## Contents.

- Preface.  
Introduction.  
I. Theses concerning Sex, Hermaphroditism, and Parthenogenesis.  
II. The Gametes of the Metazoa. — The four Categories of Gametes and the three Kinds of functional ones — Pseudo-Hermaphroditism.  
III. The supposed Influence of Fertilisation upon Sex.  
IV. The Manifestation of Sex.  
V. The Basis of Sex.  
VI. STRASBURGER'S Researches on Dioecious Plants.  
VII. The Significance of the Reduction of Chromosomes.  
VIII. The Determination of Sex.  
IX. Concerning the Origin of Sex in the Metazoa.  
X. The Regulation of Sex in Nature.  
Summary of Chief Conclusions.  
Description of Plate.

## Preface.

In logical order the working out of the history of the germ-cells, and, as it has turned out, of the problem of the determination of sex, ought to have been the starting points for the course of research into

the nature and mode of Metazoan development, entered upon by the writer some thirteen years ago. But, as every experienced embryologist knows, the starting point of a research often becomes the closing chapter of the narrative, while what should have been the commencement only reveals itself at the finish, if at all.

As demonstrated in the following pages, the prelude to every developmental history, usually played long before the actual story begins to unfold itself, is the determination of sex. The account to be here presented of the latter is of so simple and obvious a character, that it is difficult to understand why it was not found out long ago. The writer has no desire to give undue prominence to his own finds: indeed, he would suggest, that without them evidences of the actual existence of fourfold gametes, two sorts of eggs and two kinds of spermatozoa, sufficient to permit of the solution of the problem, have long been known. At any rate, their occurrence should have served to indicate the way.

Two sorts of eggs, sexually differentiated and of different sizes, have been known for many years. They were recorded for one species of *Rotifer* by J. DALRYMPLE in 1849, for other species by F. LEYDIG (1854) and, especially, by F. COHN (1856), by BALBIANI for *Phylloxera coccinea* (1873), and for *Dinophilus gyrotilatus* by E. KORSCHULT (1882). COHN'S services in this direction were great, for he realised more clearly than his predecessors the significance of his finds<sup>1</sup>).

Two kinds of spermatozoa were originally reported by VON SIEBOLD in 1836. For long after the discovery their occurrence found no admission into the Acta of the science; and, without examining the actual facts in the animal concerned, KÖLLIKER disposed of them by denying the correctness of SIEBOLD'S observation! Later on LEYDIG was able to confirm the statements of the latter zoologist, but his work and the subsequent investigations of DUVAL, M. VON BRUNN, AUERBACH, and F. MEVES have hardly yet succeeded in finding a certain place in embryology for the worm-like spermatozoon of *Paludina*. The ordinary or hairlike and functional sperm is admitted: its remarkable brother is still either entirely ignored, or, if mentioned, then only as a curiosity.

And why? Because, forsooth, apart from the little understood hermaphrodites, there are but two kinds of individuals in the Metazoa, the males and the females. And, as the gametes, the eggs and sperms,

---

1) in: Z. wiss. Zool., V. 7, 1856, p. 450.

were, and still are, believed to be produced from the tissues of these said individuals, there could be but two forms of gametes, eggs and spermatozoa.

It is purely an assumption, that only two forms of gametes exist in the Metazoa, an assumption, moreover, opposed to the actual facts. In the following pages the writer adduces proof of the occurrence of fourfold gametes, of which three are functional, in several instances. All current views are based upon the existence of but two sorts of gametes, and so sure have embryologists been of the truth of this, that they have never attempted to establish it in fact in any one case!

The existence of whole genera, in which functional hermaphroditism with the production of twofold functional gametes by one form of individual was the normal condition ought to have made it patent, that the Metazoan individual differentiated two sorts of gametes. The erroneous conception of the original or primitive nature of hermaphroditism however, stood, stubbornly in the way of any such recognition of the truth.

The conclusions here presented are portions only of a picture — the cycle of the development from one generation to the next: they are a small, though important, chapter in the history of the germ-cells. It may, therefore, help the reader, especially if he be not versed in the embryology of the higher animals, if a brief epitome of the writer's investigations and results concerning the course of the cycle from generation to generation, as well as a few other details of the story of the germ-cells, be given. A short account of the latter has recently been published elsewhere<sup>1)</sup>, and to this and nos. 5 to 8 of the list below the reader may be referred for fuller information.

---

1) BEARD, J., The morphological continuity of the germ-cells in *Raja batis*, in: *Anat. Anz.*, V. 18, 1900, p. 465—485.

Other portions of the developmental cycle have been dealt with by the writer in the following memoirs:

1. On a supposed law of Metazoan development, in: *Anat. Anz.*, 1892.
2. The history of a transient nervous apparatus in certain Ichthyopsida, Pt. 1, *Raja batis*, with 8 plates, in: *Zool. Jahrb.*, V. 8, *Anat.*, 1896.
3. On certain problems of Vertebrate embryology, Jena 1896.
4. The span of gestation and the cause of birth, Jena 1897.
5. Heredity and the epicycle of the germ-cells, in: *Biol. Ctrbl.*, V. 22, 1902.

The question of the relationship, which may be supposed to subsist between the embryo — or for the matter of that, the mature organism — and the germ-cells within it, is one of the deepest and most important in the range of embryology. In the opinion of most embryologists the organism forms the germ-cells, and anon, when these are fertilised, they give rise directly to new organisms, which in their turns at the proper time produce from the tissues of their bodies new sets of germ-cells!

The organism neither forms the germ-cells, nor is it the chief, nor even the immediate, task of any one of these to give rise to a new organism! These statements cannot be proved here, nor is this the proper place for the production of the evidences, afforded by the study of the actual development. Briefly, after fertilisation the egg segments or cleaves itself a certain number of times. In the embryology of text-books the whole of the early cleavage products are regarded as the bricks, out of which the embryo is gradually built up. Thus, in an egg, which has divided five times, the number of segments will be at the most 2, 4, 8, 16 and 32, these 32 cells being generally considered to represent the beginnings of the future embryo. This period of 32 cells is taken for a special reason. In certain cases by the time the fifth cleavage is over, and 32 cells are present, there is no trace whatever of the future embryo. This statement may be made still stronger by the assertion, that at this period not even the commencement at the formation of an embryo has been set about. Of the 32 cells then present 31 are usually transitory or larval in nature, being destined to form the asexual organism, the larva or phorozoon, upon which the embryo arises. The remaining cell is, or becomes, the primitive germ-cell (= *U. K. Z.*, the "Urkeimzelle" of German authors). In a way, which cannot be described here, this primitive germ-cell has a direct ancestry along a straight line from the fertilised egg. It now divides a certain number of times, this number varying in different species. Apparently, in the common frog it divides 3 times, in the lamprey 5 times, in the dogfish, *Scyllium canicula*, 7 times, in the development of the male skate 8 times, and in that of the female 9 times. In this way the number of the products of the primitive germ-cell comes to be one of the following: 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256,

---

6. The germ-cells of *Pristiurus*, in: *Anat. Anz.*, 1902.

7. The numerical law of the germ-cells, *ibid.* 1902.

8. The Germ-Cells, Pt. I, in: *Zool. Jahrb.*, V. 16, *Anat.*, p. 615—702, 1902.

512 etc. The products of the primitive germ-cell are the primary germ-cells, on one of which falls the lot of developing into an embryo. The remaining primary germ-cells become the "sexual products" of this said embryo. They may be obliged, as in the skate, to wander into the embryo, or, owing to the mode of growth and evolution of the embryo, they may become enclosed by it.

The primary germ-cells are destined for future generations. After a long resting phase, during which the embryo gradually manifests itself, they begin to divide, and to form secondary germ-cells. It is with the division of the primary germ-cells into secondary ones, that, as revealed in the later pages of the present writing, the beginning of the determination of sex for the following generation is bound up. After a certain, usually limited, number of divisions these germ-cells become oocytes or spermatocytes, in which the final step in the determination of sex is taken by the numerical reduction of chromosomes. When this has been effected, there remains nothing more to complete the cycle of the germ-cells than that they should form gametes, and this they usually do by two divisions.

The greater portion of the present writing was completed — practically as now published — six months ago. In the interval it has undergone repeated examination and, where needed, revision. As it began to take form from the moment, when the existence of two sorts of eggs in the skate was ascertained, and as at that time the writer was far from suspecting the general, if not universal, occurrence of the forerunners of two forms of gametes in the male, or of two categories of gametes themselves, the manuscript has acquired a character, very different from that, which its present inditement would give it. Its gradual growth may account for, and, I hope, excuse, some apparent, though not real, contradictions between its earlier pages and the later ones. The question of re-writing it has often been considered, albeit rejected from anxiety, lest such a course should destroy the continuity of the argument. Many things, which now appear so obvious to the writer, might be mentioned without any evidence, were the manuscript to be re-cast.

The form, in which the work<sup>1)</sup> leaves the hands of its author, will at least enable the reader to follow the line of thought in the

---

1) And read, as now published, before the Royal Society, Edinburgh, on July 1st, 1901.

writer's mind during his attempts to unriddle the problem of the determination of sex.

Of the problems of sex three aspects stand contrasted: these are the determination, the regulation in nature, and the origin. The first two are considered in the following pages, of the third no absolutely certain knowledge is possible.

University of Edinburgh, June 1901.

---

### Introduction.

In certain scenes of the cyclical drama of the germ-cells or sexual cells — in the course of the actual continuity of germ-cells from generation to generation, recently written of by the writer<sup>1)</sup> — what we term sexual individuals, males, females, or hermaphrodites, play certain rôles. It is to these and to the transformations, undergone by the germ-cells in their bodies, that the phenomena we term "sex" attach.

To finish off the main outlines of the cycle of the germ-cells from one generation to the next it has become necessary to inquire into the nature and determination of sex, and to attempt a solution from the morphological side. The writer was unaware, that the "sex-problem" was of necessity part and parcel of the great question of the developmental history of the germ-cells, until it forced itself into notice in a curious way. No attempt would have been made to solve the problem, had it not raised itself. For the past thirteen years the writer has been content, to follow out the track, revealed little by little by his researches into the nature and mode of Vertebrate development, without ever suggesting extraneous questions.

To go no further back than the last two centuries, these have witnessed, according to some authorities, upwards of five hundred theories of sex. More than half of these have already been termed "groundless hypotheses", and to the rest the same epithet may now be applied, for, so far as I have been able to find out, there is not one of them based in facts of morphology.

The account of sex to be here presented is a morphological one. It has nothing whatever to do with physiology; still less has it, like

---

1) BEARD, J., The morphological continuity of the germ-cells in Raja batis, in: *Anat. Anz.*, V. 18., 1900 p. 465—485.

many theories of sex, leanings towards metaphysics — a subject, which is the very antithesis of morphology. In possessing a morphological basis the new features to be recorded concerning sex differ in toto from previous explanations. The present account merely points out the material basis of what we term "sex", and in itself it does not pretend to furnish indications how this can artificially be controlled or modified<sup>1)</sup>. Anything of this nature is, of course, a question for physiology, and not for morphology.

Whilst I was engaged in putting together an account of my results, two publications, the one botanical, the other zoological, appeared. WEISMANN'S writing treats of the determination of sex in the parthenogenetic development of the bee's egg, STRASBURGER'S with the like question in dioecious plants. The results and conclusions of both observers will be referred to in the sequel.

Without attempting to give an account of previous inquiries and theories, one matter must be brought forward. The investigator owes a debt of gratitude and recognition to those, who have gone before him. His debt is all the greater, when the interval of time between their work and his own is a long one. And it still exists, when in any way — even in the enunciation of an idea — they may have anticipated something in his results.

Between the present writing and suggestions allied to the conclusions contained in it there lies an interval of nearly fifty years! In 1854 Dr. BERNHARD SCHULTZE<sup>2)</sup> from the consideration of the phenomena presented by double monsters and like-twins rightly drew certain conclusions.

His results (p. 527) include:

"All double monsters arise in one egg."

"In a single mammalian egg there invariably develops only the one sex, male or female."

---

1) At the same time I would insist, in agreement with STRASBURGER (in: *Biol. Ctrbl.*, V. 20, 1900, p. 785), that to all appearance any alteration of the relative numbers of the two sexes experimentally is an impossibility. In the present writing the experiments of YUNG, BORN, MAUPAS, Mrs. TREAT, and others have received no mention, because at the best their researches only prove what percentage of either sex will survive under given conditions.

2) SCHULTZE, B., Ueber anomale Duplicität der Axenorgane, in: *Arch. path. Anat.*, V. 7, 1854, p. 479—531, 1 pl.

“Probably the conditions for the development of the one sex or the other are already laid down (gegeben) in the ovarian egg”<sup>1)</sup>).

The like results are stated somewhat more fully on p. 522, and it is also recognised, that in the male element, the spermatozoon, the determination of sex (Bedingung des Geschlechts) does not lie.

Though quite on the lines of certain of the results of the present writing, one error underlies Prof. SCHULTZE's conclusions. It is that double monsters and like-twins must arise from a single egg, containing two germinal vesicles. This erroneous assumption was a very natural one to make: it has only now been proved to be unnecessary by my recent work<sup>2)</sup> on the germ-cells. If two primary germ-cells commence development within the same developmental foundation, the necessary larva or phoro-zoon, the conditions are given either for the formation of a double monster, or for the production of identical twins.

That SCHULTZE's work has in this long interval borne no fruit is proved by the nature of existing embryological opinion: that it was undoubtedly in the right direction may presently be demonstrated.

WEISMANN's recent contribution<sup>3)</sup> on the parthenogenesis of bees was published in the number of the Anatomischer Anzeiger, containing the resumé of my work<sup>2)</sup> on the germ-cells. Any connection between the two is apparently only a negative one; but it would have become positive, had I not kept back some of my conclusions.

The suspicion, which long amounted almost to a certainty, has at last been confirmed for the smooth skate, *Raja batis*. With the facts, relating to the primary germ-cells of both male and female skate before me, and with the resolution of the life-cycle of the germ-cells into one of unicellular organisms, that is, into correspondence with the life-cycles of many Protozoa, as indicated in my previous publication, it is at length possible to carry back the solution of the sex-question almost to its final limits, if not quite thereunto.

1) Recently the view of the ovarial determination of sex has been advocated by A. RAUBER (Das Geschlecht der Frucht bei Graviditas extrauterina, in: Anat. Anz., V. 17, 1900, p. 455—457). See also: RAUBER, A., Der Ueberschuss der Knabengeburt und seine biologische Bedeutung, p. 1—220, Leipzig 1900. From his experiments PFLÜGER also concluded, that sex must be decided in the ovary.

2) BEARD, J., The morphological continuity of the germ-cells in *Raja batis*, in: Anat. Anz., V. 18, 1900, p. 465—485.

3) WEISMANN, AUGUST, Ueber die Parthenogenese der Bienen, in: Anat. Anz., V. 18, 1900, p. 492—499.

In 1879 in his work<sup>1)</sup> on the *Daphnidae* WEISMANN wrote: "an explanation in the sense of a proof of the causes by which one egg develops into a male, another into a female, cannot be given; but it cannot at present be demanded. Only so much can be established, that fertilisation here has absolutely no influence on the determination of sex, etc."

Recently in dealing with a different case, the parthenogenesis of the bee, his conclusion is the very opposite, for he writes: "Therefore, I do not see how one can avoid the conclusion from the non-fertilisation of the eggs laid in drone-cells, that it is just the omission of fertilisation, which here conditions the development into the male sex, and conversely, that fertilisation of the egg at the same time determines the female nature of the embryo ('zugleich den Embryo zur Weiblichkeit bestimmt'). How this comes about we do not understand: but that there is a connection can no longer be denied." (Op. cit. p. 499.)

This conclusion cannot, I venture to think, commend itself to the embryologist. WEISMANN'S standpoint of 1879 would seem to be more in accord with the facts. DZIERZON'S theory<sup>2)</sup> of the determination of sex in the bee by the occurrence or not of fertilisation is a conclusion purely of the post hoc order. It is not a generalization applicable to all cases — even in the bee! — and it does not exclude other, and possibly more potent, determining factors. It would, however, carry me too far to discuss the matter at this juncture.

For reasons, to be presently briefly mentioned, its validity must be denied, and with this the correctness of the idea of there being any connection whatsoever between fertilisation and the sex of the resultant offspring, not only in this instance, but in any case.

---

1) WEISMANN, AUGUST, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden, Leipzig 1876—1879, p. 457. Also in: Z. wiss. Zool., V. 27—33. The last paragraph is spaced in the original.

2) A sharp distinction must be drawn between two things; of these the one is, that the eggs of bees, which produce drones, are not fertilised, the other, that the absence of fertilisation is the cause of the development of a drone out of such an unfertilised egg. The latter is DZIERZON'S theory of the determination of sex. To speak of the former as "DZIERZON'S theory" is to lead to needless confusion, and, moreover, it is or is not a fact — not a theory — that as a rule the drone-eggs of the bee are not fertilised. From the supposed fact of the absence of fertilisation DZIERZON set up the theory, that omission of fertilisation in the bee determined the development to the male sex.

## I. Theses concerning Sex, Hermaphroditism, and Parthenogenesis.

Here, I would lay down certain theses, concerning sex, hermaphroditism, and parthenogenesis.

1. The male gamete, the spermatozoon, has and can have absolutely no influence in determining the sex of the "offspring". Its rôle is simply to bring about the effects due to amphimixis.

2. After development has commenced, the nutrition of the developing germ, or of the mother, if development be in utero, cannot have the slightest effect on the sex.

3. Once the egg is fertilised, nothing whatever can influence the sex of its most obvious product, the embryo.

4. Nor is the sex determined in the moment of fertilisation: on the contrary, it is predetermined, in all probability from an epoch shortly antecedent to the formation of the egg-mother-cell or oocyte, which becomes an "egg" by giving off the polar bodies (Fig. 1, p. 750).

5. The sex is a function of the egg itself. With a given egg nothing whatever can alter the sex of the embryo, destined to arise from it.

Since in the human subject all the cells (oocytes), which later on become the actual ova, are already present long before birth, it seems to follow, that here the sex of each and everyone of the future offspring is already predetermined, even before the birth of the parent itself. Each oocyte in the ovary of a new-born child would, therefore, already at that early period have the stamp of sex impressed upon it.

6. There are two kinds of eggs: of these the one is destined to give rise to a male form, the other to a female one. For shortness and simplicity these may be spoken of respectively as "male-eggs" and "female-eggs".

7. The number of primary germ-cells is constant for the species, but it varies in different forms. It is always a member of the geometrical progression 2, 4, 8, 16, 32, 64, 128, 256 etc. It may be the like number in both sexes, thus in the dog-fish, *Scyllium canicula*, it is 128 for either sex; or, again, it may be unlike in the two sexes, and then the number of primary germ-cells in the female may be double that in the male, thus, in the smooth skate, *Raja batis*, it is 255 for the male and 512 for the female.

But in every instance the primary germ-cell, sacrificed to form the embryo, must be deducted; and, therefore, the number comes to be  $2^n - 1$ . Thus, it is 127 in the dogfish, *S. canicula*, 255 in the

male, and 511 in the female smooth skate, *R. batis*. The possible existence of other numbers is not to be understood as here excluded.

8. From the facts concerning the number of primary germ-cells, and from certain other factors, to be afterwards referred to, it may be concluded, that sex is actually differentiated and decided during oogenesis. The facts point to the last division of the oogonia, and the formation of oocytes, as the particular epoch<sup>1)</sup>, at which this happens. That is, the oocytes are differentiated into two categories, destined to become male- and female-eggs respectively.

9. In the male, as the researches of MEVES<sup>2)</sup> and other factors render evident, a corresponding differentiation of the direct forerunners of two sorts of gametes may happen at the like period, at the final division of the spermatogonia into spermatocytes<sup>1)</sup> (Fig. B, page 750). But the second form of male gamete is not now of functional value. In other cases, as in the skate, the complete formation of a second form of gamete apparently does not come about.

10. Underlying the phenomena of sex, therefore, there are three sorts of functional gametes: in some, possibly in very many, instances a fourth sort of gamete is differentiated in the male, but in the latter never more than one kind of gamete is of functional import.

11. In parthenogenesis the sex of the "offspring" is not in any sense a consequence of the non-fertilisation of the egg. It would be more correct — at any rate in many cases, thus in the bee and plant-louse — to say, that the non-fertilisation of the egg was the final result of the production and maturation of either male- or female-eggs.

12. The phenomena of parthenogenesis depend upon the acquisition of the faculty of developing without fertilisation on the part of either male-eggs, or female-eggs, or of both male- and female-eggs.

13. Whenever in parthenogenesis long series of forms of the one sex appear from unfertilised eggs, the eggs, destined to form the other sex, must have been either delayed in their ripenings, or suppressed.

It must also be stated with great emphasis, that the degeneration and death of germ-cells, not only in pre-embryonic and post-embryonic life, but also in that of mature organisms, is a phenomenon constantly happening.

As one instance of this sort of elimination of germ-cells the following case from HAECKER (in: Zool. Jahrb., V. 5, Anat., p. 219,

---

1) Compare, however, Figs. A and B and Section VIII.

2) These are described in a later section (page 733).

220) may be cited. HAECKER found and described under the name of "Zwischenkerne" numerous germ-cells among the oocytes of *Canthocamptus* in degeneration. It is especially of interest to note, that many of these obviously lie in the zone of sex-differentiation, where the oogonia become oocytes.

14. Where the parthenogenetic development of eggs of the one sex, or of the other, has been initiated, there is an undoubted tendency for such eggs to become in the long run incapable of fertilisation. This would appear to be so as a rule in the drone-eggs of bees; but occasionally, as DZIERZON'S experiments show<sup>1)</sup>, and as WEISMANN has recorded (op. cit. p. 495) of one instance in 272, some drone-eggs may be fertilised<sup>2)</sup>. From the experiments of the former it is clear, that such aberrant fertilisation is without influence on the sex of the offspring; but, if the two parents be of different races, it leads to "bastardism", i. e., crossing.

15. Where parthenogenesis becomes cyclical (WEISMANN), as in *Apus*, some *Daphnidae*, and Rotifera, and where thus the males tend to disappear, this must simply be due to the constant and regular suppression as such of the germ-cells, which ought to have produced male-eggs, and from these males. Perhaps one might also hold, that in those instances of the rare production of males, e. g., in *Artemia* (WEISMANN ISHIKAWA)<sup>3)</sup>, these had come under the influence of panmixie. As WEISMANN has pointed out, they are useless organisms;

---

1) SIEBOLD, C. T. E. VON, Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen, Leipzig 1856, p. 96.

Compare section III, page 723.

2) In his remarkable researches on the *Daphnidae*, already cited, WEISMANN has discussed the possibility of the fertilisation of the summer-eggs (p. 324). "For certain species at least copulation of the virgin-females is impossible, because they lack the copulatory canal, which is present in the sexual females of the like species. This condition obtains in *Bythotrephes*, *Evadne* and *Podon*."

These cases appear to represent a stage further than that, in which the fertilisation of the parthenogenetic egg has become impossible, for here fertilisation is superseded by impotence on the part of the female. The reader may be reminded, that the parthenogenetic females of *Aphis* possess no receptaculum seminis.

3) WEISMANN, A., u. ISHIKAWA, C., Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper, in: Zool. Jahrb., V. 3, Anat., 1888, p. 579.

and it is but a step further to the sisting of their production by the suppression of the male-eggs<sup>1</sup>).

16. Hermaphroditism is a lower and simpler state than parthenogenesis. As FRITZ MÜLLER, BROCK, YVES DELAGE, PAUL PELSENEER, MAUPAS, and the writer have maintained for certain cases, and as I would now generalize for all, functional hermaphroditism is a peculiarity of the female sex alone. That is, as a rule only the females of a species are capable of becoming hermaphrodite.

17. The possibility of hermaphroditism depends on the property possessed by the female Metazoon — and to all appearance by it only — of “producing” two kinds of functional gametes, the male-eggs and the female-eggs.

18. In hermaphroditism, instead of the production and maturation of two kinds of eggs, male and female in destination, we witness the maturation and fertilisation of one kind only, the female-egg. The germ-cells, which here should have become male-eggs, are converted into spermatogonia and from these spermatozoa are ultimately produced<sup>2</sup>) (Fig. C, page 750).

With the table (in: Biol. Ctrbl., V. 22, p. 326), showing the life-cycle of the skate, it is an easy matter, to see how this comes about. Following the history of a male-egg in the skate from its formation, through its fertilisation by a spermatozoon, to its cleavage, we have from this a certain number, 256, primary germ-cells arising. Of these 256 primary germ-cells one develops into an embryo, while the remaining 255 ultimately go to form the male “sexual products” of this embryo, its spermatozoa. In hermaphroditism, instead of the fertilisation of male-eggs, their cleavage, and the formation of primary germ-cells and embryo, we find the omission of these, and the production of spermatozoa some cell-generations earlier than would have been the case, had the said male-egg been fertilised, and had it developed. In my researches on the germ-cells the formation of an embryo has long been recognised to be a mere incident in a complicated life-cycle — an incident arising

1) Compare Section VIII, page 749.

2) A diagram, made up of the left half of Fig. 1 from *p.g.c* to the ripening of the female-egg and of the right half of Fig. 2 from *p.g.c* to the ripening of the ordinary or hairlike spermatozoa, gives a fair idea of what happens in hermaphroditism; this has been depicted in Fig. 3.

for a certain end — the creation of a harbour of refuge for a set of germ-cells. In hermaphroditism Nature dispenses with this incident in the cases of male-eggs, and they become converted into spermatozoa within a gametozoon or sexual generation, older than that, in which they ought to have arisen. From the new light, thrown by my researches upon hermaphroditism, the late FRITZ MUELLER<sup>1)</sup>, and the writer<sup>2)</sup> were clearly in the right in disputing the validity of current views of the nature of hermaphroditism<sup>3)</sup>. We denied, that hermaphroditism was the original condition, which prevailed prior to the evolution of separate sexes, and we regarded it as derivable from the dioecious state<sup>4)</sup>. The opposite opinions were, and still are, maintained by leading zoological authorities.

19. A comparison of parthenogenesis and hermaphroditism demonstrates, that in the former there is what may be termed a precocious development of an embryo, male or female, in the latter the precocious development of male-eggs or their forerunners to form male gametes or spermatozoa without the intermediation of the otherwise necessary male embryo or sexual person. In hermaphroditism the males tend to disappear; because the male-eggs, which should have gone to form them, have been used in the development of spermatozoa. In parthenogenesis the males disappear for another reason, because their production may become unnecessary.

1) MÜLLER, FRITZ, Die Zwitterbildung im Thierreich, in: Kosmos, V. 2, 1885, p. 321—334.

2) BEARD, J., The life-history and development of the genus *Myzostoma*, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 5, 1884, p. 544—580, 2 pl.

3) Ordinary hermaphrodites might be defined as "Metazoan persons of one kind, each bearing germ-cells of two sorts". They would then be in contrast with dioecious forms, where there were two kinds of individuals, carrying germ-cells of four sorts, two for each description of individual. A definition of this character might have made clear the nature of the hermaphrodite person, for, where in hermaphroditism in animals a second kind of person is encountered, this is a male, the so-called 'complemental male'.

4) In 1884 the writer in an inaugural dissertation showed, that in *Myzostoma* and the Cirripedia hermaphroditism had been secondarily superimposed upon the females, and, independently in 1884 YVES DELAGE arrived at the like conclusion for *Sacculina*. This origin of hermaphrodites from what were really female Metazoa was extended to the Mollusca by PAUL PELSENER in 1895. More recently still E. MAUPAS has found it also to hold good for certain Nematodes (vide: E. MAUPAS, Modes et formes de reproduction des Nematodes, in: Arch. Zool. expér., V. 8, 1900, p. 463—624, 11 pl., l. c. 582 et seq.).

As I have elsewhere already insisted (in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 13, 1898, p. 304) hermaphroditism and parthenogenesis are mutually exclusive. This may now be obvious. Similarly in the animal kingdom males, females, and hermaphrodites do not and cannot obtain within the limits of a species.

## II. The Gametes of the Metazoa. — The four Categories of Gametes, and the three Kinds of functional ones — Pseudo-Hermaphroditism.

The above are in brief form further conclusions, drawn from my researches on the germ-cells. In part they are based upon certain facts, disclosed in the course of the work; and in part they would seem to be legitimate inferences from known facts, from the resolution of the life-cycle into that of a unicellular organism, and from the table of the life-cycle of the skate, published in the paper on „Heredity and the Epicycle of the Germ-cells.”

From enumerations of the primary germ-cells of *Raja batis* it presently became evident, that the total always approximated more or less closely to one or other of two numbers. It was either 256, or double this, 512. These numbers of primary germ-cells cannot be derived from germinal areas of like sizes. In the smooth skate there must be “macro-eggs” and “micro-eggs” — exactly as in *Dinophilus apatris*, *Phylloxera*, and *Hydatina senta* — for, whether there be 256 germ-cells or 512, these cells are practically of the like average size, 0,02 mm. This was found to be the case: the germinal discs of segmenting eggs of the smooth skate are of two sizes<sup>1)</sup>.

1) At present it cannot be stated whether or not this applies to the yolk-mass also. Possibly it does not, for in both males and females the embryo remains within the egg-capsule for the like period. But I have long been struck by the fact, that in certain periods of the development of *R. batis* there are obviously two sizes of embryos, thus in embryos of 8—10 mm some embryos of the former size exhibit the same degree of development as others of the latter dimensions, even under the identical preservation. It does seem possible, that the marked sexual dimorphism, so often obtaining among animals, e. g., *Lepidosteus osseus*, *Cyclopterus lumpus*, *Bonellia*, and *Sacculina*, may be in association with, and a consequence of, a considerable difference in the number of primary germ-cells in the two sexes.

From a fairly large number of exact measurements of large *Raja batis*, kindly made by my friend, Mr. P. JAMIESON, in the fish-market at Aberdeen, a small but constant difference in size between male and

From the start there was a natural suspicion, that the larger number of primary germ-cells related to the female embryos. I had no certain knowledge of the relative numbers of the two sexes in *Raja batis*; and, moreover, the number of such germinal areas in my possession was not great enough for statistical purposes<sup>1</sup>). I was thus obliged to determine the relative numbers of the primary germ-cells in embryos, in which the sex, though not yet announced, was betrayed by one or other of the well-known characters, a knowledge of which we owe to SEMPER. The result of this further census demonstrates, that in embryos potentially female the number of primary germ-cells is double that in embryos potentially male.

As such embryos are relatively in embryological sense "late or older embryos", it cannot be expected, that the total number of primary germ-cells will always be found to be 255 or 511 — the degeneration of some or many of them may already have taken place. In potentially male embryos the number of primary germ-cells is, however, always such as to be derivable from 256, in potential females from 512, and from these two numbers respectively and only<sup>2</sup>).

Lest too much stress should be laid upon this fact, let another one be added to it. I had, perhaps not unnaturally, expected to find a similar sexual difference in other Elasmobranchs, thus in *Scyllium canicula*; and to this end the primary germ-cells of 7 embryos of this fish were counted. The variety of this species at my disposal was obtained in Wales. I believe it to be in some respects distinct from, for instance, the Neapolitan form. Therefore, it by no means follows, that the like conditions will be found in the latter variety. In 4 potentially female embryos and in 3 potentially male ones of *S. canicula* the number of primary germ-cells was found to approximate to 128. From this it may be concluded, that here the number is alike in both sexes.

---

female skate was verified. As was anticipated, the males are smaller from end to end, and also across the broadest part of the pectoral fins.

1) So far as they went, the study of germinal areas of the smooth skate seemed to point to an equality in numbers of the two sexes. From statistics, kindly furnished by Mr. P. JAMIESON, of the staff of the Scottish Fishery Board, this conclusion finds its warrant in fact. Among 1486 smooth skate he found 735 females and 751 males.

2) The actual figures and tables will be published in Pt. 3 of the memoir on the germ-cells.

Notwithstanding the expenditure of labour for an apparently negative result, I am very glad to have carried out the count here. At any rate it has prohibited any erroneous generalization, that the number of primary germ-cells of the female is always double that of the male. Moreover, the find has served to help to clear up certain cases of twofold gametes, simulating hermaphroditism, in the males of certain species.

Of these there may be here mentioned 1) the presence of apparently true eggs in the testis of the lamprey, *P. planeri*, and of the common toad, *Bufo vulgaris*, and 2) the two kinds of spermatozoa — the wormlike and the hairlike or ordinary forms — in certain snails, *Paludina vivipara*, *Ampullaria*, *Murex brandaris*, and in a moth, *Pygaera bucephala*, etc. These, and possibly very many other cases, may be interpreted as either abortive, or futile, attempts on the part of the male to differentiate two sorts of gametes. But it must be insisted, that nothing goes to show both ever to be of functional import.

As to the "eggs" of the testis, of course, these are not "eggs". Like the instances of apparent eggs in the testis of *Rana esculenta*, or in its fatty bodies, of both of which the writer has seen several cases, they are merely spermatogonia, or spermatocytes of the first generation. Being such, they are the true "homologues"<sup>1)</sup> of ovarian eggs. I regard these and other instances of the usual or the sporadic production of "eggs" in the testis as abortive or useless gametes, or the forerunners of such, of a second form<sup>2)</sup>. In the toad, and prob-

1) The writer feels unable to maintain the existing embryological opinion of the complete homology of the sexual products of the male with those of the female.

2) The reader may be reminded, that abortive and useless gametes are not treated of here for the first time: embryologists have long recognised their general occurrence in the conjugation of the Protozoa, and in the formation of the "polar bodies", separated by every oocyte in the Metazoa before it becomes an egg, capable of fertilisation.

Apart from degeneration of germ-cells at various periods of the cycle — of which, while it is by no means uncommon (e. g., *Ascaris*, *Salamandra*), no estimate has yet been made in any single instance — it must now be recognised, that in all cases of spermatogenesis with twofold spermatozoa, fully differentiated, there is always one abortive gamete more than obtains in the formation of an egg from an oocyte, i. e., in the shape of the three polar bodies. But while, for example, in the "ripening" of a male- and of a female-egg in *Paludina* there may be six abortive gametes, in the corresponding period in spermat-

ably in other cases, this second form of gamete seldom gets beyond the stage of being a spermatocyte — hence its superficial resemblance in some instances to an egg — and in the toad it very often degenerates in this stage of development. Supposed hermaphrodite male frogs — for the forms are usually at the basis functionally male — are continually cropping up, and getting themselves described as remarkable instances of hermaphroditism in the Vertebrata: the like is true of cod-fish, *Gadus morrhua*. In the Anat. Anz., V. 11, p. 104—112, my friend, F. J. COLE, has brought together in tabular form the described cases of frogs. According to him, of 13 recorded only 3 are “hermaphrodite” females, while 10 are males. To the latter and to COLE’s frog one or two more in my own possession may be added.

I observe with pleasure, that BONNET<sup>1)</sup> takes up very much the same attitude towards many supposed cases of hermaphroditism in various individuals among vertebrates. He demands, that as a proof of their true hermaphroditism the ripening of both eggs and sperms shall be demonstrated. With emphasis he states, that this proof has never yet been furnished. I quite agree with him, and would add, that the proof can never be offered; for were the apparent eggs in the testis of a frog or toad to ripen, the result would be a second form of spermatozoon, comparable to the wormlike one of *Paludina*. This follows from observations by VON LA VALETTE ST. GEORGE<sup>2)</sup>, who found in *Bufo calamita* occasionally (“kaum unter Hunderten”) large spermatozoa of double the usual size. In *Bufo*, as my own observations prove, they are rare, because many or most of them degenerate before reaching the spermatozoon-stage. While such giant-spermatozoa were also rare in *Hyla*, VON LA VALETTE ST. GEORGE

---

genesis of the four hairlike and the four wormlike spermatozoa formed from two spermatocytes, there are only four abortive gametes, the wormlike spermatozoa. Therefore, in spite of the non-functional nature of the second form of spermatozoon, a greater percentage of abortive gametes may still obtain in oögenesis than in spermatogenesis. Thus, whereas 50 per cent of the spermatozoa may be useless gametes, this number is always much exceeded in oogenesis, where invariably, except in parthenogenesis with a percentage of 50, the corresponding number is 75 out of every 100.

1) BONNET, R., Giebt es bei Wirbeltieren Parthenogenesis? in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 9 for 1899, 1900, p. 865.

2) VON LA VALETTE ST. GEORGE, Spermatologische Beiträge, III, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 27, p. 393—395.

stated, that they were abundant (“recht häufig”) in *Rana esculenta*. Such large spermatozoa have, therefore, been described in the testis of the frog and toad, whereas ripe eggs, or eggs anywhere near ripening, have never been seen there. From a partial search of the literature of spermatogenesis it is curious and very significant to note how relatively often a second form of spermatozoon has been mentioned: the text-books naturally hardly ever refer to it, or, if they do so, their notice is of the briefest description. Probably it has hitherto appeared to be too mysterious an object for general mention!

Without citing more recent cases, for to do so would serve no useful object, one further example of an hermaphrodite male frog may be noticed. It is the paper, rather than the frog, which is of interest. The author, F. FRIEDMANN<sup>1</sup>), comments upon the “höchst seltsame Behauptung” of KNAPPE<sup>2</sup>), that the so-called eggs of the testis of *Bufo*, if they develop further, yield spermatocytes and spermatozoa. According to the former, in face of our present knowledge this is “unhaltbar”; for eggs, or oocytes, cannot yield spermatozoa, (notwithstanding the current opinion, that eggs and sperms are completely homologous). A theory may be made untenable by a fact, or by facts: a fact is either true or false, and it cannot be influenced in any way by a theory. Facts are sometimes awkward things — for theories. To my mind there is nothing at all remarkable or improbable in KNAPPE’s statement: it would be a wonder — a miracle even — were the supposed eggs in the testis to become actual functional eggs. They may develop into spermatozoa, and they often do so, for they are the forerunners of a second sort of spermatozoon. On the other hand, there is nothing to prevent the occurrence of eggs and sperms in the ovary. Without doubt the female can on occasion form spermatozoa from the forerunners of male-eggs: the male can never differentiate any sort of egg. Moreover, we know any number of instances of the parthenogenetic development of eggs in the Metazoa, but not one of that of spermatozoa. The female, therefore, “produces” two kinds of gametes, either of which on occasion being capable of developing without the aid of another gamete or spermatozoon. On the other hand, no instance of the parthenogenetic development of a spermatozoon is known, or likely to be. The male only „produces” spermatozoa, often

1) FRIEDMANN, F., Rudimentäre Eier im Hoden von *Rana viridis*, in: Arch. mikrosk. Anat., V. 52, 1898, p. 248—262.

2) KNAPPE, E., Das BIDDER’sche Organ, etc., in: Morph. Jahrb., V. 11, 1886, p. 538—542.

of two kinds, and, therefore, the male is never capable of becoming hermaphrodite.

A tabulation and discussion of several instances of supposed hermaphrodite cod-fish have been given by Prof. G. B. HOWES<sup>1</sup>). From his finds and from various considerations HOWES comes to the conclusion, that the original Vertebrate stock was hermaphrodite. It is, perhaps, needless to remark, that this is, and must be, erroneous.

The conversion of hermaphrodites into dioecious forms, and of males of dioecious animals into hermaphrodites are things believed in, but hitherto without evidences of a reliable kind. The idea of the original or primary nature of hermaphroditism was never founded at all in facts, and with the lapse of time and the accumulation of the results of research it has not emerged unscathed. In those instances, where the relations of the hermaphrodite and dioecious states to each other have been looked into, it has, as a rule, turned out, that the former had been derived from the latter, and that in all cases it was upon the females, that the hermaphroditism had been superimposed. This has now with greater or less certainty been established in Cirripedia, certain Teleostei (BROCK), *Sacculina* (YVES DELAGE), Mollusca (PAUL PELSENEER), *Myzostoma* (the writer), *Myxine* (J. T. CUNNINGHAM), and, lastly, various Nematoda (E. MAUPAS).

Because of these facts and the now obvious correctness of the conclusion, that only the female Metazoon can become functionally hermaphrodite, and because of the further consequence, that all hermaphrodites must be altered females, the writer has not deemed the inclusion of a special chapter upon hermaphroditism in this writing needful.

In connection with the question the reader's attention may be directed to the two following publications: 1) E. MAUPAS, Modes et formes de reproduction des Nematodes (in: Arch. Zool. expér., V. 8, 1900, p. 463—624), and 2) Prof. PERRIER's report upon MAUPAS' researches in the competition for the "Grand Prix des Sciences physiques" (in: CR. Acad. Sc. Paris, No. 25, 16 Déc. 1901, p. 1089 to 1096).

In his extensive researches upon Nematodes MAUPAS confirms for still another group the writer's conclusion of 1884 that "hermaphroditism, probably all hermaphroditism, had its origin in a unisexual

---

1) HOWES, G. B., On some hermaphrodite genitalia of the Codfish, in: Journ. Linn. Soc. London, Zool., V. 23, 1891, p. 539—558.

condition" (in: Mitth. zool. Stat. Neapel, V. 5, 1884, p. 578). This conclusion, and subsequent attempts on the part of the writer to establish it more firmly, have, except upon the part of the late FRITZ MÜLLER, who fully endorsed it, attracted more discredit, and even abuse, than anything else. MAUPAS cites the researches of various authors<sup>1</sup>), including FRITZ MÜLLER and W. M. WHEELER, but for some inscrutable reason my work upon *Myzostoma* is nowhere referred to by him, although it furnished in part the pioneer-basis of his results, which confirm, while naturally extending, my conclusions. The citation of WHEELER'S work with the neglect of mine is curious, for unlike my own the conclusions of the former are diametrically opposed to MAUPAS' results.

MAUPAS, at any rate, has no belief in the existence of the miraculous conversion of males into hermaphrodites, which under WHEELER'S views would daily happen.

Something of the well-deserved honour, paid to MAUPAS' researches upon the hermaphroditism of Nematodes by the Academy of Sciences, Paris, is thereby reflected upon my earlier pioneer-investigations into the nature of hermaphroditism. And, ignoring the discredit, and even the personal abuse, the latter have called forth, I venture to deduce from the recognition given to MAUPAS' work a compliment to my own. The high source of this only makes it all the greater and more valuable.

### III. The supposed Influence of Fertilisation upon Sex.

In other parts of the present writing some of the evidences, pointing to the absence of any influence of fertilisation upon the sex of the subsequent offspring, are briefly referred to, and it is denied, that the sex of an egg, destined to develop either after fertilisation or parthenogenetically, can be influenced or altered by anything subsequent to the period of the formation of the oöcyte, which becomes "the egg" by giving off the rudimentary sister-gametes, the polar bodies.

---

1) The priority of the discovery, that "l'hermaphroditisme est d'origine secondaire et la dioïcité l'état antérieur" is assigned by MAUPAS to YVES DELAGE and PELSENEER (l. c. p. 594). PELSENEER'S researches were not published until 1895, while DELAGE'S conclusion and my own identical one appeared independently in 1884. My words were "hermaphroditism, probably all hermaphroditism, had its origin in a unisexual condition".

The belief in the actual existence of this influence is so widespread, it is advocated by zoological investigators of such high standing, that its detailed consideration may be called for. From the results, to which his studies have led him, and from the consideration of the known facts of other cases, the writer does not for himself regard the question as now any longer worthy of serious discussion. The facts, concerning the twofold gametes of the male, and those of the female, as well as the non-functional nature of a second form of spermatozoon, seem to be decisive against any influence whatever of fertilisation upon sex.

Were the female organism the one to differentiate one kind of functional gamete only, in the shape of an egg, and were there two categories of functional spermatozoa, the matter would stand in another aspect. Then, but then only, the sex of the "egg", that is to say, of the zygote, might be determined by the union with either the "A" sperm or the "B" sperm. This condition is, however, non-existent in nature as we know it, and it is with existing things and factors we have to deal, not with imaginary ones.

Many recent writers accept as more or less firmly established what may be termed DZIERZON's view of the determination of sex (in the bee) by fertilisation, for instance, WEISMANN, STRASBURGER, and RAUBER. In a recent contribution<sup>1</sup>), already referred to on an earlier page, WEISMANN writes: "Therefore, I do not see how one can escape from the conclusion from the non-fertilisation of the eggs laid in drone-cells, that it is just the absence of fertilisation, which here conditions the development to the male sex, and conversely, that fertilisation of the egg of the bee at the same time determines the female nature of the embryo. How the connection obtains we do not understand, but that there is a connection can no longer be denied."

The reader is probably aware of the main facts of the parthenogenesis of the bee, as established by DZIERZON and VON SIEBOLD. They maintained, that fertilised eggs here gave rise to female young, because they were fertilised, non-fertilised eggs to male forms or drones, because they were not fertilised. At the basis of this supposed determination of sex in the bee by the occurrence or omission of fertilisation is the idea or belief, that the queen-bee can at will fertilise an egg, or omit to do this. This belief assumes the existence

---

1) WEISMANN, A., Ueber die Parthenogenese der Bienen, in: *Anat. Anz.*, V. 18, 1900, p. 499. The above translation is not strictly literal.

of too great an intelligent power in the bee, and one elsewhere denied, even unto the highest animals. How can the queen-bee know whether or not a certain egg should be fertilised? If she can exercise this power at will, her embryological knowledge is truly remarkable, and probably for thousands of years it has been far in advance of that of mankind!

The two statements given above may be put in rather different ways. 1) The eggs, which produce females, are fertilised. 2) The eggs, which give rise to males, are as a rule not fertilised.

While it is generally true, that the eggs of drone-cells are not fertilised, it is not universally so. The eggs of drone-cells, the male eggs, are sometimes capable of fertilisation, and they are not infrequently fertilised. This, however, does not influence their sex. From the zoological literature dealing with the bee, quite apart from apicultural writings not at the writer's disposal, there is abundant evidence of the truth of this. WEISMANN records (p. 495), that in 272 drone-eggs, sectioned and studied by himself and PETRUNKEWITSCH, there was one fertilised<sup>1)</sup>. Regarding this instance he says: "with this egg the queen must have 'erred', and by mistake fertilised an egg, although it was laid in a drone-cell. Such an error has indeed long been recognised by apiarists as possible and as happening."

In the latter sentence he doubtless refers to the well-known fact, that sometimes a queen-bee may make no distinctions as to the cells in which she lays, whole combs of drone-cells may produce workers instead of drones.

As the experiments of BESSELS<sup>2)</sup> prove, the like results can under proper conditions be produced experimentally, that is to say, a queen-bee can be induced to lay drone-eggs, which invariably give rise to males, in worker- and even in queen-cells, or worker-eggs (female-eggs) in drone-cells without alteration of their prospective destinies. In BESSELS' experiments the queen-bee, even when provided with a spermatheca filled with sperms, never "erred" by neglecting to fertilise the eggs, which by the conditions of the experiments she was compelled

---

1) He also mentions (p. 494), that in the earlier observations of PAULCKE in 3 cases of freshly laid drone-eggs it could not be decided whether certain dark bodies should not be identified as sperm-nuclei.

2) BESSELS, EMIL, Die LANDOIS'sche Theorie widerlegt durch das Experiment, in: Z. wiss. Zool., V. 18, 1867, p. 124—141.

to lay in drone-cells, for in all the cases of this kind described the resulting young from the drone-cells were workers, not drones! The converse experiment with queens laying in worker-cells was, of course, carried out with females, which had been prevented from copulation, or which were known to contain no sperms.

These facts <sup>1)</sup>, however, while significant for the question of the existence of two categories of eggs in the bee, have little bearings upon that recorded by WEISMANN. Because sometimes whole batches of eggs, which become females, are laid in drone-cells, the assumption that in the one instance observed by WEISMANN the egg would have given rise to a worker, instead of to a drone, had it developed further, is not warranted.

Additional and very strong evidence of the possibility of fertilisation of the eggs in drone-cells in the bee without influence upon their sex is afforded by the experiments of DZIERZON, PEREZ, MULOT, DICKEL and others in crossing German or French and Italian races.

These experiments of DZIERZON's will be found recorded in VON SIEBOLD's well-known work <sup>2)</sup>. According to DICKEL <sup>3)</sup>, they have since been repeated by himself, MULOT, and others named by him, in the converse order, but with the like result. It had recently become the practice to "bastardise" hives of bees by the introduction of Italian queens into colonies of German workers and drones, or of

---

1) BESSELS' experiment no. 5 (l. c. p. 131—132) places the still current belief, that the queen-bee can influence the sex of her eggs by fertilising them or not, in another light. The queen here in question had her spermatheca filled with sperms, as a later examination proved. She was compelled to lay her eggs in a comb of drone-cells. This she finally did unwillingly. BESSELS writes "the result of this experiment could naturally already a priori be foreseen", that is, under normal circumstances the eggs laid would have given rise to workers. This turned out to be the case, although they were all laid in drone-cells! If she possesses the power, why did she not omit to fertilise these eggs? The true reason is clear. In the first place, the sexes of the eggs in question had already been decided in the ovary, and in the second, as a result of this they were capable of fertilisation, and she could not prevent it.

2) VON SIEBOLD, C. T. E., *Wahre Parthenogenesis bei Schmetterlingen und Bienen*, Leipzig 1856, p. 96.

3) in: *Anat. Anz.*, V. 19, p. 110—111.

German queens into Italians swarms<sup>1</sup>). The ultimate result of the procedure is the same, whether it relate to an Italian (Ligurian) or to a German queen; but, as the drone-eggs are not as a rule fertilised, in the first instance the drones are not of mixed blood, that is, they exhibit all the characters of the maternal line.

DZIERZON had such "bastard-hives". In one of two such, where the queen was a pure German bee, there suddenly appeared among the drones some few ("einige wenige") of a brilliant golden hue. These were, of course, "bastards" or crosses. This unexpected and surprising result naturally led DZIERZON to gravely doubt the truth of his own theory, while VON SIEBOLD, BARON VON BERLEPSCH and others thought, that it could be explained away. They supposed, that the queen in question was not of pure German blood: a curious, even lame, apology considering the practical knowledge of bees possessed by DZIERZON, and not forgetting the fact, that the practice<sup>2</sup>) was only of recent origin<sup>3</sup>). The fertilised drone-egg examined by WEISMANN furnishes the complement to DZIERZON's results, which, as already mentioned, have been since obtained by DICKEL, MULOT, and others, experimenting in the converse order. If drone-eggs be not as a rule fertilised in bees, because they be now generally incapable of fertilisation, DZIERZON's case is readily explicable. There is not the smallest chance of escaping from the conclusion, that these few eggs had been fertilised. In all probability they had undergone fertilisation, because smaller sperms had been able to enter them through the micropylar apparatus. The result, so far as concerned the sex, was not affected by this: the offspring were still drones, because the products of male-eggs; but they were "hybrids" or crosses, because the progeny of an Italian father and of a German mother.

Two interesting articles relating to the DZIERZON theory are: J. PEREZ, Memoire sur la ponte de l'Abeille reine et la theorie de DZIERZON, and A. SANSON, Note sur la parthenogenese chez les Abeilles, both in: Ann. Sc. nat., V. 7, Zool. 1878.

1) This was done, apparently, because of the more brilliant golden colouring of the Italian or Ligurian bees.

2) Only several years later were Italian (Ligurian) bees first introduced into England.

3) As will presently appear, a similar far-fetched explanation is offered by VON SIEBOLD for like unwelcome and awkward results in the case of *Nematus ventricosus*.

PEREZ imported from Italy in the spring of 1877 a swarm of pure Ligurian bees, in order to "italianise" three swarms of the black French ones, "by substituting for their queens young females, daughters of the one fertilised in and imported from Italy".

The general results of the experiments were: 1) that all the progeny of the original Italian queen were pure Ligurian forms, and 2) that a considerable number of the males produced by its daughters, which had been fertilised by French drones, were of mixed blood. Of 300 of the latter half exhibited characters of the French drone to a greater or less degree!

SANSON endeavours to explain away these finds by supposing the result to be due to "atavism" or "reversion" (!), but he makes no attempt to show why this feature was entirely lacking in all the drones produced by the original Ligurian queen. The explanation is far-fetched and totally inadequate, besides transgressing the rule "entia non sunt multiplicanda", but it is, perhaps interesting as exemplifying the subterfuges, to which the human mind can resort, when placed in a dilemma by a novel fact, at variance with accepted but unproved dogmas. The human imagination is, indeed, boundless for the invention of non-existent things: the mind is strictly limited, when the simple hard facts of Nature are offered to it for its acceptance and comprehension.

As already insisted, it is inconceivable, that with but one form of functional male gamete the sex of the egg should ever be influenced by fertilisation. In the bee this influence is supposed to lead to the production of females. Apply the supposition to other cases, and curious results will be obtained. Thus, in *Aphis*, *Apus*, and *Artemia* the females produce at certain periods parthenogenetically young of both sexes, males and females. The eggs of these latter, when fertilised by the males, give rise to females, reproducing parthenogenetically. Hence here under the assumption the logical result would be, that, while fertilisation determined the production of female young, in its absence the young for many generations might be female, and finally — without the intervention of fertilisation — male and female. Which goes to show, that, as in *Daphnia* according to researches of WEISMANN, fertilisation has no influence at all upon the sex of the offspring. Pointing to the like result are the well-known facts as to the conditions in various species of gall-flies.

An interesting case is that of *Nematus ventricosus*, as described

by VON SIEBOLD<sup>1)</sup>, who from a long series of experiments thought he had proved, that as in the bee non-fertilisation of the eggs induced the development to the male sex. In four of his experiments with the sexes of the eggs produced by virgin-females he unexpectedly obtained a few females among the male young produced in each case. The results are as follows:

No. of experiment	male cocoons	female cocoons
13	265	2
14	493	2
15	374	8
16	168	1

That is to say, in not fewer than four out of nine experiments one or more females appeared among the parthenogenetic young. VON SIEBOLD accounts for this by supposing, that in these cases young laid in nature by fertilised females had by accident been introduced with the food into his cultivations.

The acceptance of this explanation would vitiate the experiments, for it would be clear, that proper precautions had not been taken. Quite apart from the unnecessary multiplication of causes — “*entia non sunt multiplicanda praeter necessitatem*”<sup>2)</sup> — the zoologist, who has read, and admired, VON SIEBOLD’S record of patient observations, and who can realise the significance of the new facts and factors of the present writing, will probably attach far greater weight to the care and precautions of the observer, than to any such needless hypothesis.

The case of the bee is the only one, in which a supposed influence of fertilisation upon sex, has ever appeared at all plausible. In face of the actual facts concerning it, of the glaring contradictions afforded by the observations of DZIERZON, PEREZ, MULOT, DICKEL, BESSELS, and others, of the conditions in other insects such as the gall-flies, of VON SIEBOLD’S observations upon *Nematus ventricosus*, of the known existence of sexually differentiated eggs in certain examples from the Rotifera, Insecta, and Vertebrata, of the existence, so far as we know and can judge, of but one form of functional gamete in the male, it is not logical or reasonable to generalize from it, that fertilisation influences the sex of the offspring, or that this holds even for the bee.

1) VON SIEBOLD, C. T. E., Beiträge zur Parthenogenesis der Arthropoden, 1871, p. 106—130.

1) WILLIAM OF OCCAM’S Razor. Vide KARL PEARSON’S Grammar of Science, 2. edit., London 1900, p. 537.

Indeed, granting the right to explain away the awkward facts of certain of the above cases — and it would not be according to the methods of strict scientific investigation to do this — there exist far more instances, where it is clear as the light of day, that sex is not determined or influenced by fertilisation, where it is beyond any possible doubt an attribute, a function, of the egg itself.

Were it possible to furnish proof of a convincing character of the determination of sex in any particular direction, male or female, by the spermatozoon in any single instance, the facts concerning the twofold sexually differentiated gametes, the eggs, of certain females, and those relating to the two categories of spermatozoa<sup>1)</sup>, would be meaningless and useless. But with these very facts all the phenomena of sexual reproduction in the Metazoa can be shown to be in harmony.

With the supposed occult influence of the spermatozoon mystery and metaphysics are introduced, where simplicity rules. By rejecting the existence of this power a road leading to error is for ever closed. And by accepting the plain and obvious facts concerning the fourfold gametes of the Metazoa a step is taken along the pathway of truth.

#### IV. The Manifestation of Sex.

There has been at least one attempt to base the “origin of binary sex” in the former existence of three sorts of gametes, termed by HARTOG micro-, meso-, and mega-gametes (M. M. HARTOG, Some problems of reproduction, in: Quart. J. microsc. Sc., 1891, p. 72). The identity in number is, however, the sole resemblance between HARTOG’s theory of the “origin of sex” and the account of the determination of sex, given here. Moreover, HARTOG makes the meso-gametes disappear as useless<sup>2)</sup> organisms, and thus he reduces the actual number to two, which is not in accordance with the facts. Nor is any attempt made to show how the differentiation is carried on from generation to generation. It has been indicated here how the male-eggs as a rule only provide for a male embryo and its set of male gametes, the spermatozoa: whereas the female-eggs make provision

1) With very few exceptions, and of these *Ascaris megalcephala* and *Salamandra maculosa* may be named, there is hardly a dioecious animal yet investigated, of which it can with certainty be said, that a second form of sperm is completely absent. In the two apparent ones mentioned the very numerous degenerative spermatogonia and spermatocytes suffice to account for the missing second non-functional sperm.

2) He writes “less useful” (op. cit. p. 72).

not only for a female embryo and a set of female-eggs, but also for a new batch of male-eggs.

In this way the male-eggs, like the Metazoan individuals (WEISSMANN), are on their way to a cul-de-sac, out of which part of their progeny, the spermatozoa, can only extricate themselves by union with another egg, male or female in destination. The real responsibility for the continuance of the species thus falls upon the females.

An attempt must be made to indicate where in the life-cycle the differentiation into male- and female-eggs must be conceived as taking place. As unlike gametes, which, however, are incapable of conjugation even with the corresponding unlike gametes of another female individual, their direct forerunners must be differentiated, as in certain Protozoa<sup>1)</sup> in the final, or in one of the last divisions of BOVERI's oogonia, i. e., just prior to the period, where these become oocytes in BOVERI's sense. To put the matter differently, BOVERI's oocytes must be differentiated into the forerunners of male-eggs and female-eggs, or into two sorts of oocytes, respectively destined to give rise to male and female organisms (Fig. A). It may be very

---

1) The fact is not forgotten, that in the Protozoa the divisions here referred to as preceding conjugation do not yield unlike gametes. To take a well-known instance, that of *Paramoecium* according to MAUPAS' diagram, in *P. caudatum* the micro-nucleus in each conjugating individual divides twice, forming four nuclei. Of these three are abortive, while one divides once more into the stationary and the wandering nucleus. This latter is not, I take it, to be looked upon as representing in any way a division into what might become unlike gametes in the sense of those of the Metazoa; sex not being really represented here. The exchange is one of equivalent gametes, comparable, if at all so, to what happens in the reciprocal hermaphroditism of the snail, or, better, to instances of parthenogenesis. If unlike gametes here arose — gametes of four kinds — their formation would date from the first two divisions of the micronucleus. The so-called "polar bodies" — the three abortive nuclei arising from these two divisions — are, strictly speaking, not comparable to the abortive cells of the like name in Metazoan oogenesis, but are similar to abortive forerunners of gametes, as an example, to abortive spermatocytes. A differentiation of unlike gametes, however, is witnessed in *Vorticella*, according to the researches of MAUPAS. His diagram, showing the formation of the forerunners of the micro-gametes, reveals an additional mitosis in the individual about to give rise to the forerunners of the latter, in fact, this individual divides into two, and each of these undergoes the before-mentioned changes in its micronucleus.

difficult, or even impossible, to demonstrate the truth of this, but the analogy of other cases points to its correctness.

It was the recognition of the probability of the incompleteness of BOVERI'S diagram<sup>1)</sup> of oogenesis in this respect, which caused the delay in the publication of the diagram of the life-cycle of the skate. The writer is now convinced, though he cannot at present demonstrate it in the skate, that the actual differentiation of sex, its determination, goes back to the final divisions of the oogonia, in all probability to the very last one itself, before these become oocytes. This must be so, because the germ-cells are unicellular organisms, and because their life-cycles are those of such. For this reason the differentiation of direct forerunners of unlike gametes must happen as it would do in the Protozoa themselves.

As additional evidence in the like direction the well known eggs, of two kinds and sexually differentiated, of *Hydatina senta*, *Phylloxera*, and *Dinophilus apatris* = *gyrociliatus* may be cited (Figs. 6 and 7). The small eggs here are destined to produce males, the large ones females. As the size of the egg will naturally be attained during the oogenesis, it would seem to follow, that here the destination of the oogonium must be determined prior to the final phenomena of the reduction and of the ripening, for these latter would not appear to possess any influence on the size of the egg itself. In other words, the size of the egg and its prospective destination, male or female, must be "arranged" prior to the ripening and reduction, i. e., prior to the two final mitoses.

This epoch — the final division of the oogonia — is the latest one, at which the determination of sex can conceivably happen. It is in all probability the usual final point, but in the present state of our knowledge it would be unwise to exclude the possibility of an earlier occurrence in some cases. As instances such hermaphrodite animals as Tunicata and leeches may be cited. From JULIN'S researches<sup>2)</sup> on the oogenesis and spermatogenesis of *Styelopsis grossularia* it would seem to follow, that the separation of two categories of germ-cells, the forerunners of female-oocytes and of spermatocytes, must be relegated to an earlier epoch than the final division prior to the

---

1) As MEVES' researches (to be subsequently referred to) prove, the like is also true of the diagram of spermatogenesis, at any rate in certain cases, such as *Paludina* and *Pygaera*.

2) in: Bull. sc. France, p. 25, 1893.

ripening. The topography of the reproductive organs in the common leech points in a like direction <sup>1</sup>).

Unless the procedure have been modified in some such way as just indicated in order to meet special needs, the final division, prior to ripening, has every appearance of being the turning-point of sex-differentiation. There is, so it would seem, a very close and significant connection between the determination of sex and the phenomena of the reduction. The one follows naturally upon the other. A germ-cell, which has had the stamp of sex placed upon it; that is to say, one whose destination has been decided in a certain direction, must of necessity go through the procedure of formation of gametes — entailing the phenomena of reduction — before it can fulfil its assigned office. Looked at in this light the following words of RÜCKERT acquire a special significance: "It (the reduction of chromosomes) is initiated before the ripening, perhaps already in the oö- and spermatogonia, by the omission of a transverse division of the chromatin-coil, as a result of which each two chromosomes remain linked together" (in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 3, 1894, p. 582).

The above had been written before MEVES' recent paper <sup>2</sup>) was

---

1) In connection with this question section VIII of the present writing should, however, be considered. In this portion of the text the writer has acted largely upon the assumption, that everything in the development must be effected by cell-division. Without question the separation of two categories of unlike gametes must originally have been carried out by mitosis. But after such separation there is nothing to prevent the postponement of the revelation to later periods by the acquirement of the faculty of going through further mitoses. As will appear anon, it is concluded, that the reduction is the outward manifestation of the determination of sex. Granted the possibility of the separation along two lines some time prior to the reduction and manifestation of sex, of such a kind, that all the cells produced along either line will have a certain fixed sexual destination, such as would appear to obtain in the leech and *Styelopsis*, the determination of sex would consist of, or be divisible into, two periods, one of separation by cell-division, the other of manifestation by the reduction. My final conclusion, therefore, is, that determination of sex by cell-mitosis is rather a theoretical postulate, than an actual fact, although originally it may have been so effected. Actually, it is brought about without mitosis, but it either succeeds a certain mitosis, or, what is the same thing, a certain number of such.

2) MEVES, F., Ueber den von v. LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, V. 56, 1900, p. 553—606, 2 pl., l. c., p. 555.

consulted. Apart from minute details concerning certain aspects of spermatogenesis — which do not concern us here — it contains brief references to the history and morphology of the two sorts of spermatozoa in *Paludina*, and also in one of the Lepidoptera, *Pygaera bucephala*, in which MEVES has likewise found two kinds of spermatozoa to be present. His promised memoir on these forms will be looked forward to with much interest, especially after his statement, that, unlike previous observers, and in particular M. VON BRUNN, he finds a complete parallelism in the development of the two kinds.

According to this observer, the order of the generations of cells, which precede the spermatids, or forerunners of both kinds of spermatozoa, has hitherto been wrongly described. As in other animals, one can divide the development of the spermatozoa in *Paludina* into the three well-known periods. These are, one of increase in number, one of growth, and one of ripening. The first period, in which the spermatogonia or primitive sperm-cells increase by repeated divisions, is common to the ancestral cells of both sorts of spermatozoa in *Paludina*. The development diverges, when these divisions have ceased, on the entry into the period of growth. Here the one set of cells attains a less size than the other. In both sets of cells the usual two divisions take place in the ripening period, and of the spermatocytes, which enter this period, the smaller give rise to the hairlike or ordinary form of spermatozoa, the larger ones to the wormlike (Fig. B).

I have quoted his interesting account at length, because it appears to be clear from it, that the separation into direct forerunners of unlike gametes here takes place at the latest in the final division of the spermatogonia, where these pass into the growing period, and become spermatocytes. The result is not effected by the consideration, that the wormlike spermatozoa are non-functional. There are here two sorts of gametes — as in the female skate — and their direct forerunners would appear, from MEVES' observations, to be differentiated exactly at the point previously suggested for those of the two sorts of eggs <sup>1</sup>). From his brief reference to the two kinds of spermato-

---

1) It is commonly believed, that the number of divisions of the germ-cells to their "maturation" is always very many. A little consideration will show the absurdity of this assumption. In the development of a female-egg in *R. batis* the primitive germ-cell divides nine times, yielding 512 primary germ-cells. Seven further divisions of 512 cells would result in 65536. (In a child's ovary ALLEN THOM-

zoa of *Pygaera* if (p. 565—566) it may be gathered, that here it is the homologue of the wormlike form of *Paludina*, which is functional.

From MEVES' interesting finds I am inclined to mention one or two other ideas, which have cropped up in the course of the work. His find in *Pygaera*, if I have correctly understood him, seems to support the idea of the functional nature of the wormlike spermatozoon or its equivalent in many or all Crustacea, as well as in some other Arthropods. Even the so well known spermatozoa of *Ascaris* may be of this variety.

Probably the instances of two sorts of unlike gametes in male Metazoa are far more numerous than we have hitherto supposed<sup>1</sup>). Sometimes the one sort may be the functional one in the male, sometimes the other: but nothing goes to demonstrate two kinds of functional gametes in the male.

One may, indeed, safely go further and conclude, that in every spermatogenesis in dioecious forms a second form of spermatozoon — a dimorphism of spermatozoa — will, on investigation, be in evidence; or that some reason for its absence, such as degeneration of "giant-spermatogonia or spermatocytes", will present itself. As a matter of fact, twofold spermatozoa are, even on the results of researches not made in search of such, very common in various divisions of the animal kingdom. They are now known, and not in isolated

---

son calculated that there were about 70000 ova.) Four additional mitoses of this number of germ-cells would give 1048576. With only twenty mitoses from the primitive germ-cell we reach this enormous number. Probably in the female skate there are from the period of the primary germ-cells to the ripening of the eggs nothing like ten additional mitoses.

From the above calculations it would follow, that in the human female embryo there must be seventeen divisions from the primitive germ-cell to the oocytes, yielding at the most somewhere about 131000 of the latter.

1) Apparently another case of this kind is to be met with in *Cicada*, as recorded in a memoir by E. V. WILCOX (in: Bull. Mus. comp. Zool., V. 27, No. 1, 1895, p. 7—8). Here giant spermatogonia and spermatozoa are described. From his account it seems to be clear, that these are mainly in a condition of degeneration, and that such an atrophy may happen at any stage in the development from the spermatogonium to the spermatozoon. It would appear doubtful, if any of the larger germ-cells really become perfect spermatozoa, and thus *Cicada* would represent a further step in the "degradation" of the wormlike spermatozoon of *Paludina*.

instances, in Mollusca, Rotifera, Insecta, Amphibia, Aves, and Mammalia, even in the human subject.

Regarding their forms and occurrence K. VON BARDELEBEN<sup>1</sup>) has furnished interesting data for monotremes, marsupials, the hedgehog, and man himself. Considerations of space preclude further citation from his memoir, but it may be noted, that the author fully recognises the dimorphism, that he compares the two forms of mammalian spermatozoa with those of *Paludina*, and that he describes the second form as often rudimentary and always non-functional. More recently a second form of spermatozoon of *Bombinator* has been fully described by IVAR BROMAN<sup>2</sup>).

The subjoined list of instances of dimorphic forms of spermatozoa, already recorded, with the names of the observers, who have noted or described them, may be of interest:

Mollusca: *Paludina vivipara* (Figs. 3 and 4, VON SIEBOLD, 1836, F. LEYDIG, L. AUERBACH, M. VON BRUNN, R. V. ERLANGER, F. MEVES), (Fig. 5, P. KÖHLER, 1892), *Murex brandaris* (L. SCHENK, M. VON BRUNN).

And the following all by M. VON BRUNN: *Ampullaria* (sp.?), *Murex trunculus*, *Cerithium vulgatum*, *Nassa mutabilis*, *Fusus syracusanus*, *Murex erinaceus*, *Columbella rustica*, *Marsenia* (sp.?), *Aporrhais pespelecani*, *Cassidaria echinophora*, *Dolium galea*, *Tritonium cutaceum*, *Tritonium parthenopeum*, *Vermetus gigas*, *Murex trunculus*. *Cypraea caput-serpentis* (Fig. 5 A), *Pteroceras lambis* (Fig. 5 D), *Strombus lentiginosus* (Fig. 5 E, J. BROCK, 1887), *Typhobias* (J. E. S. MOORE, 1898, in: Quart. J. microsc. Sc., V. 41, p. 192).

Rotifera: *Notommata sieboldi* (F. LEYDIG, 1854).

Arthropoda: *Asellus aquaticus* (W. ZENKER), *Oniscus murarius?* (F. LEYDIG), *Cicada tibicen* (E. V. WILCOX), *Pygaera bucephala* (F. MEVES), *Staphylinus* (NILS HOLMGREN), *Pyrrhocoris* (HENKING, 1891), *Anasa* (PAULMIER, 1899).

Nemertea: *Tetrastemma* (BOLLIES LEE, 1887).

Amphibia: Various species of *Bufo*, *Hyla* (Fig. 2), *Rana esculenta* (VON LA VALETTE ST. GEORGE), *Bombinator igneus* (IVAR BROMAN).

1) VON BARDELEBEN, K., Dimorphismus der männlichen Geschlechtszellen bei Säugetieren, in: Anat. Anz., V. 17, 1897, p. 564—569, 6 figs.

2) BROMAN, IVAR, Ueber die Histogenese der Riesenspermien bei *Bombinator*, in: Verh. anat. Ges. 1900, (Pavia), p. 157—164, 19 figs.

Aves: *Larus*, *Tadorna* (E. BALLOWITZ, 1890).

Mammalia: The following by K. VON BARDELEBEN: *Ornithorhynchus*, *Echidna*, various Marsupials, and *Erinaceus europaeus*, and, lastly, *Homo sapiens* (Fig. 1, VON LA VALETTE ST. GEORGE, K. VON BARDELEBEN, VON WIDERSPERG).

Spermatogonia of large size are described by MONTGOMERY (1900) in *Peripatus*.

In Anat. Hefte 1902, in dealing with the sperms of man and *S. maculosa*, IVAR BROMAN finds, that is describes, no giant forms, but apparently forerunners of such.

Other instances may occur hidden away in the literature of spermatogenesis. The majority of the above cases of twofold spermatozoa rest upon a very firm basis of evidence, and many of them have even been figured.

Dimorphic forms of eggs have as yet actually been described in only four divisions of the animal kingdom, viz., Rotifera, the aberrant genus *Dinophilus*, Insecta, and Pisces. The instances are: *Hydatina senta* and various other Rotifera, *Dinophilus gyrociliatus* (Fig. 6), *Phylloxera vastatrix* (Fig 7), and *coccinea*<sup>1</sup>, and *Raja batis*. To this tangible evidence in support of their existence may be added that afforded by like-twins for the Mammalia (B. S. SCHULTZE), and the important facts yielded by those instances of the production parthenogenetically of young of both sexes.

With the above testimony, pointing to the existence of two categories of eggs, may be placed that recorded; but, while never yet refuted, universally ignored in the literature of embryology, by VON JHERING (in: Biol. Ctrbl., V. 6, p. 532—539, 1886) concerning the invariably like sexes of all the embryos found in one chorion in *Praopus hybridus*, an Edentate.

Among the cases of twofold spermatozoa, already worked out and recorded, there are very few, in which degenerative changes do not

---

1) The discovery of the facts in *Phylloxera coccinea (quercus)* is due to BALBIANI in 1873 (vide: Observations sur le Phylloxera du chêne, in: Ann. Sc. nat., V. 19, Art. no. 12, p. 8—9). This is confirmed by VICTOR LEMOINE (in: Biol. Ctrbl., V. 4, 1884—85, p. 554). Both observers state, that the male-eggs are easily recognised by their lesser size and red-brown colouring, while the female ones are of greater dimensions and of a pale brown tint. The whole of the literature relating to *Phylloxera vastatrix* was not at the writer's disposal.

come into play at some period or other of the developmental history. This is quite what might have been expected, for, as already noted, no single case of two sorts of functional spermatozoa is known.

In *Paludina vivipara*, from the statements of M. v. BRUNN and MEVES, the wormlike spermatozoa appear to be as numerous as the ordinary form. Other instances only approach without reaching this full development; indeed, from the literature it would not be difficult to put together a list of cases, showing all sorts of retrogressive stages from those, like *Bombinator* (IVAR BROMAN) with fully formed "giant-spermatozoa" and spermatocytes in degeneration, to others with little or nothing else to represent the second form of spermatozoon except degenerate spermatogonia.

In some cases this faculty has been retained by the male. This retention of a second form of male gamete, interesting and significant though it be to the embryologist, to all appearance has no functional import. It serves, however to indicate, that the conditions were originally alike in the two sexes; and in this way its existence removes difficulties in the way of a true and proper appreciation of the facts in the female. The circumstance, that in some instances, at any rate, the male also possesses the faculty of differentiating two sorts of gametes, throws another light on the production of two kinds of eggs by the female. This loses much of its apparently teleological character.

But it is the egg, which invariably develops, and not the spermatozoon. In all animal development an egg is essential, though on occasion a spermatozoon may be dispensed with. The function of the latter is thus reduced to the bringing about of the effects due to amphimixis, and for this reason the development of a second kind of spermatozoon is unnecessary.

Since the above was written the two following papers have appeared: NILS HOLMGREN, Ueber den Bau der Hoden und die Spermatogenese von *Staphylinus* (a Coleopterous insect, allied to the dung-beetles), in: *Anat. Anz.*, V. 19, No. 18, 27th June, 1901, p. 449—471, 5 figs. In this paper the author records for this insect two sorts of spermatogonia and two categories of spermatozoa. — F. MEVES, Ueber die sog. wurmförmigen Samenfäden von *Paludina* und über ihre Entwicklung (vorgetragen im physiologischen Verein in Kiel am 20. Mai 1901), Separat-Abdruck aus "Mittheil. f. d. Verein Schlesw.-Holst.

Aerzte", Jahrg. 10, No. 1, 1901, p. 1—11, also under the same title and with 8 figures in Verh. anat. Ges., 1901, Bonn, p. 23—36).

HOLMGREN's record of two kinds of spermatozoa in one of the Coleoptera suggests the inquiry whether the second form of sperm may not in fact sometimes or often be functional as well as the usual sperm. The order of Coleopterous insects is very large, embracing more than 70 000 species. The Insecta form an immense group, not fewer than 250 000 species being known. Probably in a thousand years the spermatogenesis of not a tithe of either the Insecta, or of its order of Coleoptera, will have been worked out! This reflection bears significantly upon the question of the relativity of human knowledge. Naturally, we cannot wait another thousand years before drawing our conclusions: we can only say, that in our experience a second form is never functional, and that, though it be very often differentiated, there is no great likelihood of its ever being found to be of functional value alongside the usual form of sperm, and in addition to this.

The exceedingly interesting and important recent work of MEVES, referred to above, affords additional evidence of the probable truth of this. MEVES has studied the spermatogenesis of *Paludina* in much greater detail than any preceding observer. He records, that in the spermatogenesis of *Paludina* there is no reduction of chromosomes in the spermatogonia of the worm-like sperm. A most curious irregular reduction takes place in the first of the two ensuing divisions, for details of which the reader may be referred to the original, and the final result is, that each spermatid, resulting from the second mitosis, contains but one chromosome. The normal number of chromosomes in *Paludina* is, according to MEVES, 14, the reduced number 7. Here, therefore, instead of 7 chromosomes each spermatozoon contains but the equivalent of one. In *Pygaera*, according to the same observer, in the formation of the non-functional form of spermatozoon chromatic material, in other words chromosomes, find no place, "in *Pygaera* the second form of spermatozoon is completely destitute of nuclear portion, that is, it is headless" (MEVES). Notwithstanding MEVES' cautiously expressed opinions to the contrary, there would appear to be no escape from the conclusion, that, even the complete differentiation of the second form of sperm in *Paludina* and *Pygaera* being accompanied by phenomena, only diagnostic as degenerative, it can be of no functional import whatsoever.

When, therefore, I state, that evidences of degeneration are always to be found in the development of a second form of sperm, and that these and other evidences, i. e., actual experience, always and invariably point to its non-functional nature at the present time, this conclusion is in accordance with the strictest canons of scientific investigation. The opposite view would be not only contrary to all experience, but, apparently, incapable of proof. "But", it may be asked, "may not some one or other of the 250,000 species of insects possess two forms of functional spermatozoa?" This is exceedingly unlikely, and it would not fit in with the homogeneity of the reproductive processes of the Metazoa as they now exist. One might as well hope to meet with cases in which the polar bodies of oögenesis were normal functional gametes or eggs. Neither contingency is, of course, impossible, only highly improbable, for what has been in the past may, so far as our very limited knowledge and intelligence extend, happen again in the future. Neither occurrence would merge into the miraculous, as is the case with the supposed conversion of males into hermaphrodites. We may neither limit Nature's powers, nor seek to make her perform miracles.

### V. The Basis of Sex.

Sex in its origin in the Metazoa may quite possibly have been bound up with the existence and constant differentiation of four sorts of functional unlike gametes. The evidences of the present existence of such in certain cases seem to point in some such direction as this. An origin of sex based on these facts would grant to the male the property of producing and differentiating two categories of functional gametes. This, however, would not be hermaphroditism. The second kind would not be of the nature and character of what we term an egg. These gametes may have been, and probably were, originally differentiated for union with a certain sort of egg; thus, if they were S and s, the former or B-sperm may have been destined for E, the latter or A-sperm for e, where E and e were the two sorts of gametes of the female.

Previous inquiries into the nature and determination of sex have of necessity proved abortive from failure to grasp the essence of the problem. Many of them have simply regarded it as one of the nature of maleness and femininity, or as one of the origin in past time of two kinds of individuals bearing these attributes. Others again have concerned themselves with the causes, which during development may

be supposed to influence the destiny as to sex of the offspring, the embryo.

The idea, that in some mysterious way or other the sex of each individual embryo may be determined in a particular direction during the development, is doubtless responsible for failure to appreciate the actual facts.

The main source of error has, of course, lain in the futile search for a determination of sex during and in the course of the development of some particular individual, long after it had really been decided. As we have seen, sex is not determined during this, but it is already predestined for the next generation long before this actually begins to arise.

Were there some hidden process at work during the development — daemon in embryo — two sorts of gametes, spermatozoa and ova, might suffice. Their office would merely be that of giving origin to an embryo of no predestined sex, or, as some embryologists still believe, one whose nature was in the meantime hermaphrodite. A theory of sex of this kind would seem to postulate some hidden genius in the development. Moreover, it would not furnish any explanation of the facts.

If, on the other hand, sex be really predestined, the question raises itself “how does this come to pass, in what way is the sex of an embryo, ultimately destined to develop, decided before even the egg, set apart to furnish it, has yet reached maturity?”

Where the individuals are all alike, as in the majority of the Protozoa, either like gametes or two sorts of unlike ones are sufficient. If the gametes become unlike, this may ultimately lead to the production of unlike individuals. The case of *Vorticella* with two sorts of unlike gametes but with like individuals shows, that this does not of necessity follow from the former facts. If the individuals become unlike, i. e., of two kinds, this will entail other conditions upon the gametes, from whose union these arise. The conjugation of two sorts of gametes is not calculated to bring about the production of two kinds of individuals<sup>1</sup>). At least three categories of gametes are

---

1) Ordinary hermaphroditism illustrates the truth of this, for here with two sorts of gametes, (female-)eggs and spermatozoa, but one sort of individual, the hermaphrodite, arises. The commonly accepted view of the primary nature of hermaphroditism — what FRITZ MÜLLER ironically described as “die Ursprünglichkeit der Zwitterbildung” — is a complete travesty of the facts; so much so, that one may repeat FRITZ MÜLLER’S

needed for this result. The simplest arrangement is, however, that under which each individual "produces" two kinds of gametes, and under which these taken together make up four distinct categories. As already pointed out, if these be of such a nature, that their pairings be restricted, discriminated, and selected, the bringing-forth of two kinds of individuals will be secured.

In these lines the individuals have been vaguely spoken of without attaching to them any particular attributes except unlikeness. The conditions are not altered, when they are described as Metazoan ones. The multicellular sterilised individuals, termed Metazoa, are simply dimorphic forms (or including hermaphrodites polymorphic ones), bearing germ-cells, that is unicellular organisms, of a certain category. The problem of sex, therefore, is not one referring directly to the former, for these naturally bear a certain impress, male, or female (or hermaphrodite), from the nature of the germ-cells harboured by them. So that the individuals referred to above may be taken to be the unicellular ones, the germ-cells.

The cycle of life of these is really a double one, for it includes four sorts of gametes, of which two are formed by one sort of germ-cell and two by the other. The determination of sex for the following generation must lie along the one line or the other; there would be no order, were this not fixed and constant. It has come to be along what we term the female line, for it is the egg, which develops, not the spermatozoon. For this reason, although but three sorts of gametes be needful for the continuation of two categories of individuals, two of these must be differentiated along the female line. The third kind remains to be formed along the other line, that of the male. As we have seen, in some instances there are two sorts of gametes also differentiated here, but of these only one is of functional value.

It is owing to this circumstance, that the female has retained the property of forming two sorts of functional gametes, and that

---

still unanswered question, "wie konnte eine auf so schwachen Füßen stehende Lehre unter den Zoologen bis heute sich unerschüttert erhalten, ja fast als selbstverständlich hingenommen werden?" (in: Kosmos, V. 2, 1885, p. 333).

It may also be pointed out, that in hermaphroditism, where there obtains a third sort of gamete, the male egg, there arises from the fertilisation of this a second kind of individual, the complemental or dwarf male, e. g., *Sacculina*, *Myzostoma* (some species), certain Cirripedia and Nematoda, etc.

these are the ones, which really develop (for in some instances the one, or the other, or both, may do this without fertilisation), that the determination of sex for the next generation rests with the female Metazoan individual, or, rather, with the germ-cells, of which it is the bearer.

Summing up, the problems of sex thus become those relating to unicellular organisms, of which the individuals are of two kinds. For the continuance of these more than two categories of gametes are needful. Prior to conjugation each kind of individual originally "produced", that is to say, broke up into the forerunners of two categories of gametes, and these together made up four distinct kinds, so discriminated and selected, that their pairings gave rise to but two sorts of individuals (zygotes). Conceivably, the formation of the forerunners may originally have been a mere undoing of the previous union: now, whatever it may have been in its origin, it is something more than this (for a simple separation of the parts originally bound together would but result in two sorts of gametes), and in fact it is such, that four kinds arise instead of but two.

Owing to the constant differentiation either of two forms of gametes, or of the forerunners of such, by every Metazoan individual, and because two categories of gametes arise in every hermaphrodite individual, one may define a Metazoan as an animal form, in which either two kinds of gametes, or the forerunners of such (males), are constantly differentiated.

Nature would appear to work her reproductive mill in the Metazoa by means of three sorts of functional gametes: spermatozoa, male-eggs, and female-eggs. With one of these she can dispense in hermaphroditism: with two on occasion, and, perhaps, sometimes entirely, in parthenogenesis. A fourth sort, giving two kinds of functional elements in the male, only appears to obtain as an abortive, futile, or useless sport. Indeed, to all appearance it would be a needless luxury, leading to difficulty, and even to disaster; and the mill can go on, merrily grinding away<sup>1</sup>), without it.

## VI. STRASBURGER'S Researches on Dioecious Plants.

With the close of this portion of the present manuscript it has been possible to study STRASBURGER'S recent record of detailed and

1) "The world rolls round for ever like a mill;  
It grinds out death and life and good and ill."  
JAMES THOMSON (B. V.), "The City of Dreadful Night."

prolonged researches, "Versuche mit diöcischen Pflanzen in Rücksicht auf Geschlechtsvertheilung". The part of his memoir concerning us here is that contained in: Biol. Ctrbl., V. 20, 15. Dec. 1900. It is a matter of impossibility to give in a short space anything like an adequate abstract of this elaborate memoir. It may be noted, that in some points the author has reached conclusions similar to some of mine. Thus (p. 766), it is recognised for plants, that during the development nothing can influence the sex, and that this must be already predetermined in the germ. On the other hand, STRASBURGER (p. 771) accepts DZIERZON's theory of the determination of sex in the bee by the omission or the occurrence of fertilisation. Indeed, he goes further, and ascribes to all the eggs of the bee a strong male tendency, which is supposed to be counteracted on fertilisation by a still stronger female tendency on the part of the spermatozoon. On p. 770, however, we read "when I relegate the separation of the characters to within the pollen- and embryo-sac-mother-cells, it is quite clear to me, that this conclusion means as much for every prothallus of the Pteridophyta as the bringing-forth (Erzeugung) of sexual products of the like sexual tendency"<sup>1</sup>). The characters here mentioned are, however, not male and female ones. What they are is plain enough from the context, and to this the reader may be referred. The argument is based upon an analogy; but, on p. 774 the author writes: "the circumstance, that dioecious plants reproduce from the embryonic substance of their growing-points [Vegetationspunkte] quite generally only the one sex, is decisive for the view, that sex is already determined in the embryonic substance." This idea, consequently followed out, might possibly have led the learned author to conclusions for plants, similar to those here adopted for animals. There may well be differences in detail.

Just as there has long been an indication of the zoological way in the two sorts of eggs — of different sizes and destinies — of *Hydatina senta*, *Phylloxera*, and *Dinophilus apatris* (= *gyrociliatus*), so unto the botanists there may have been given a sign in the microspores and macrospores of *Marsilia*, *Salvinia*, and the majority of the *Lycopodinae*.

1) In the original written "Tendenz", not "Bestimmung". From his explanation of the supposed course of events in the bee it is clear, that STRASBURGER believes in the possibility of the alteration of the "tendency" and the final determination of sex — its „Bestimmung" — at fertilisation.

Were there not in plants — as in animals — dioecious, as well as hermaphrodite, species, the differentiation of two sorts of gametes might suffice. The equivalents of male- and female-eggs<sup>1)</sup> would, however, appear to be here also necessary. If my reading of the signs be not erroneous, they go to show the differentiation and determination of sex in plants as happening at the formation of spore-mother-cells. As elsewhere shown, the primary germ-cells of animals represent the spore-mother-cells of the Metaphyta. Possibly the determination of sex originally took place at the first division of the former, that is to say, before the Metazoan sexual generation attained any high degree of organisation. Nay, possibly there may still be lowly animals, in which the division of the primary germ-cells into secondary ones at the same time furnishes the determination of sex.

Should it turn out to be the case, that the spore-mother-cells were concerned in the determination of sex, this latter would be in connection with the reduction of chromosomes in both animals and plants.

## VII. Significance of the Reduction of Chromosomes.

Finally, the question as to what relation may subsist between the reduction of chromosomes and the determination of sex suggests itself for consideration. Like STRASBURGER (l. c. p. 769), but independently of him and from different facts and considerations, I arrive at the conclusion of a close connection between the two.

---

1) From the exceedingly interesting experiments of GREGOR MENDEL on hybridism between green and yellow peas, cited by STRASBURGER on p. 767, the existence of four sorts of gametes appears to be here indicated. Indeed, MENDEL drew this conclusion, for in his opinion his results pointed to the occurrence of two sorts of male and of female "Befruchtungszellen". In this inter-crossing the yellow is dominant or pre-potent. This manifests itself after the first generation. If such hybrids be fertilised with their own pollen, in the seed-pods there are on the average 3 yellow peas for each one of a green colour. How this serves to indicate the existence of four kinds of gametes may be gathered from STRASBURGER'S memoir. The case, however, is one of hybridism with self-fertilising hermaphroditism, and the four sorts of gametes, if present, would not be sexually differentiated like those of animals. Vide: GREGOR MENDEL, Versuche über Pflanzenhybriden, in: OSTWALD'S Klassiker d. exacten Wissenschaften, No. 121. See also BATESON'S translation in: J. Roy. hort. Soc., V. 26, 1901.

With the exception of their products no other cells in the Metazoan developmental cycle have received so much attention as the oöcytes and spermatocytes. From the published researches on oogenesis and spermatogenesis it must be apparent, that there exists a much closer association between the determination of sex and the reduction of chromosomes than has been suggested in the preceding pages. In these, following RÜCKERT, HÄCKER, WEISMANN, VOM RATH, and others, the latter phenomenon has been assumed to happen in the two final divisions of the oocytes and spermatocytes. It now remains to be seen what light the standpoint of BOVERI, O. HERTWIG, GUIGNARD, STRASBURGER, BRAUER, MOORE, MEVES, FARMER and others throws upon the question.

As unlimited space is not at the writer's disposition, one of these observers may be allowed to speak for the rest. The one chosen may be BOVERI, his words certain passages from the article "Befruchtung" (in: *Ergebn. Anat. Entw.*, V. 1, 1891, p. 453—467):

"In oogenesis and spermatogenesis in some cell-generation or other there takes place a reduction of the number of chromosomes to the half."

"A priori there are very different modes conceivable, in which the reduction in number of the chromosomes may be effected, and it appears to be open to question, whether it may be carried out by an act of division."

The author goes on to show, that in general the numerical reduction in chromosomes comes about before the formation of the polar bodies, and at the latest in the oocytes of the first generation. In *Ascaris* it does not happen earlier than this period. "The reduction in the number of chromosomes takes place [erfolgt] in the oocytes and spermatocytes of the first generation."

How in these the reduced number is brought to pass neither BOVERI nor any succeeding worker has as yet been able to make out. He remarks, that the critical point, at which observation is brought to a standstill, is the nucleus of the oocyte or spermatocyte of the first generation. According to him, it is not the reduced number in the actual egg, or polar bodies, or spermatozoa, which requires explanation, but this diminished number in the oocytes and spermatocytes of the first generation.

At this juncture the writer would mention, that in the same year (1891) in his already cited memoir (p. 54—58) HARTOG urged several objections to the necessary correctness and validity of current views

of the reduction. And in a valuable memoir<sup>1)</sup> J. E. S. MOORE has arrived at BOVERI's conclusion from researches on spermatogenesis. Other zoological researches, such as those of BRAUER and MEVES, and the whole of botanical opinion are in accord with this attitude. For the particular epoch in question MOORE has proposed the convenient term "synapsis".

On the last page of his memoir MOORE writes: "Whatever the synapsis may eventually turn out to be, it is evidently a cellular metamorphosis of a profoundly fundamental character, which would appear to have been acquired before the animal and vegetable ancestry went apart, and to have existed ever since."

We have seen that, according to the testimony of BOVERI, BRAUER, MOORE, GUIGNARD, STRASBURGER, FARMER, and others not named, in the period of the history of the oocytes of the first generation, termed by MOORE the "synapsis", in some at present unknown way the reduction of chromosomes is brought to pass. This, though hardly contradicted by RÜCKERT, HAECKER, WEISMANN and others, it is attempted to explain away. To these authors the process here described is not a real, is not the real reduction, and this they relegate to one or other of the later divisions of the oo- or spermatogenesis. The weight of actual fact, both zoological and botanical, seems to be against the correctness of their views. There appears to be no doubt, that in many of the best investigated cases, both in plants and animals, the actual reduction is effected prior to the two divisions forming gametes or spores.

I have deliberately refrained from altering the earlier pages of the present writing, in order to permit the reader to see how the conclusion is finally arrived at, that the oocytes of the first generation are concerned in the determination of sex. The last step may now be taken.

In the oocytes of the first generation, and (probably) in plants in the spore-mother-cells, two important phenomena come to pass. These are the numerical reduction of chromosomes and the determination of sex. Not merely an association, but a close and intimate connection must subsist between the two<sup>2)</sup>.

---

1) MOORE, J. E. S., On the structural changes in the reproductive cells during the spermatogenesis of Elasmobranchs, in: *Quart. J. microsc. Sc.*, V. 38, p. 275—313, 4 pl.

2) Since the discovery of the reduction, there has been an ever greater tendency — at any rate among zoologists — to connect it

In plants, so far as is known, the reduction of chromosomes precedes the origin of the sexual generation; in animals it succeeds the coming-into-being of the latter. In the one case the reduction happens prior to the formation of spores, in the other of gametes. On the view (apparently held by STRASBURGER) of the occurrence of sex-determination at the formation of spore-mother-cells the immediate sequel is the production of a sexual organism, the gametophyte, with its germ-cell or cells. In animals the next consequence of the differentiation of sex in the oocytes and spermatocytes is the formation of gametes. Moreover, it is only after the union of such gametes, after the development of an asexual generation, or phorozoon, or larva, and after the formation of a new set of germ-cells, that from one of these latter a sexual organism arises.

Not only, therefore, is the period of the reduction of chromosomes associated with that of the determination of sex, but the said reduction is immediately in both animals and plants followed by direct manifestations of sex, in the one instance the gametes, in the other the gametophyte. The two are thus linked together. Where the one is found at a certain point in the life-cycle, there also is the other to be encountered. This point is apparently not the same in animals and in plants <sup>1</sup>).

directly with the formation of gametes; nay, even to regard the bringing into existence of these as the real reason of the occurrence of a reduction. Nor was it at all obvious, that it might be associated with anything else. HARTOG has urged, that the numerical reduction of chromosomes is certainly not universal in the formation of gametes (op. cit. p. 54). If the explanation of the meaning of the reduction current among zoologists be the correct and only one, why should an apparent diminution in the number so long precede the actual accomplishment of the process? Why should two nuclear divisions be necessary to effect it?

Since the reduction precedes the two final mitoses, resulting in the production of gametes, the appearance of the latter is the consequence, not the cause, of the reduction.

1) The difference, however, is more apparent than real. In both cases the beginning is made between the asexual generation, the sporophyte and phorozoon respectively, and what follows this. To put the matter in another way, the commencement immediately succeeds the asexual generation. In plants the reduction and determination are at once brought to a finish, prior to any new appearance: in animals the production of a gametozoon intervenes between the commencement of the determination and reduction, and the finish.

The only logical conclusion would appear to be, that the reduction is the outward manifestation of the determination of sex. Whether the latter be brought to pass by the reduction of chromosomes, or, as is quite possible, the reduction in the number be a consequence of the determination of sex; which of these be the cause and which the effect is a question for research. The determination of sex is certainly the more important item, and possibly for this reason the reduction<sup>1)</sup> may be looked upon as following naturally in its train.

But, perhaps, the two are inseparable and indivisible; and, therefore, it may be futile to inquire into the exact nature of their mutual relationships.

### VIII. The Determination of Sex.

The tracing-backwards of the sex in the embryo to earlier and earlier periods has long occupied the attention of the writer. Two years ago or thereabouts it had been followed (for the embryo — not for the next generation) with greater or less certainty to the primitive germ-cell, from which the primary germ-cells take their origin. But the fact, that in the development of *Raja batis* there must be two sorts of eggs, producing 512 and 256 primary germ-cells respectively, was the starting point for the present inquiry. The like fact weighed heavily in the scale in leading to the conclusion, that the oogonia, or their last division, or the oocytes, were concerned in the determination of sex for the following generation.

The obvious interpretation of the two numbers was, that the smaller related to eggs, which at some earlier period had undergone an additional mitosis. For the lack of one division in the early development, where the products in the two cases were of the like sizes, naturally meant, that it must have been carried out at some previous epoch. It was irrational to suppose, that the missing division had taken place among the early cleavage ones prior to the formation of the primitive germ-cell. Therefore, it must have happened in the oogonia. This is as much as saying, that before the final division, giving rise to the female oocytes, there was an additional one in the forerunners of the male oocytes, as diagrammatically depicted in

---

1) To prevent misconception it may be noted, that, notwithstanding anything to the contrary in the earlier pages of this writing, the author does not for a moment maintain the view, that the reduction of chromosomes is ever effected by cell-division.

Fig. A. As we have seen, theoretically the determination of sex must in all probability originally be referred to the division of the primary germ-cells into secondary ones. In previous pages this was regarded as the original point. This idea may be reverted to, for the facts

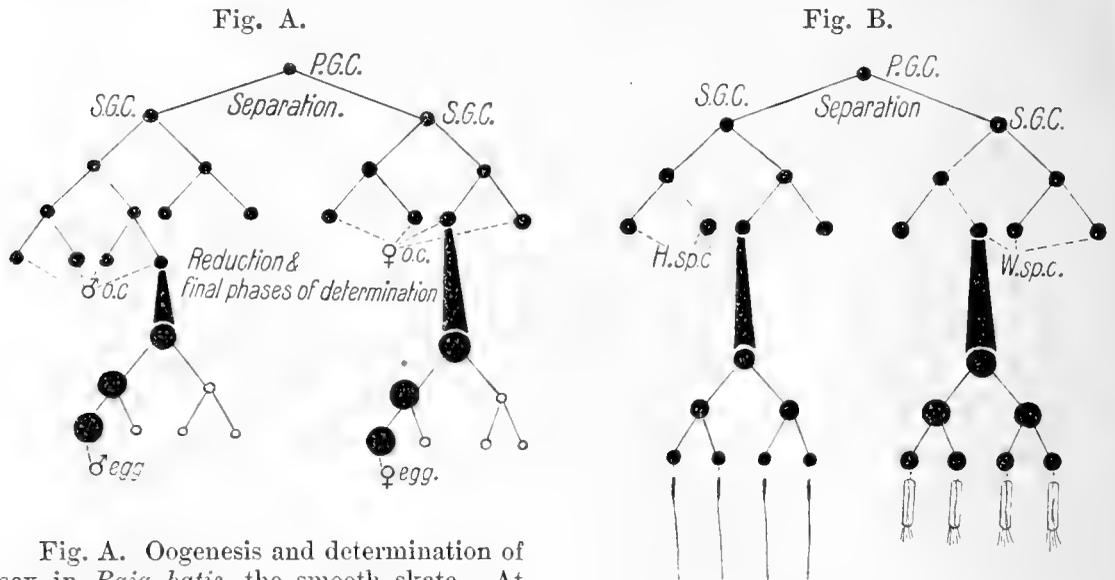
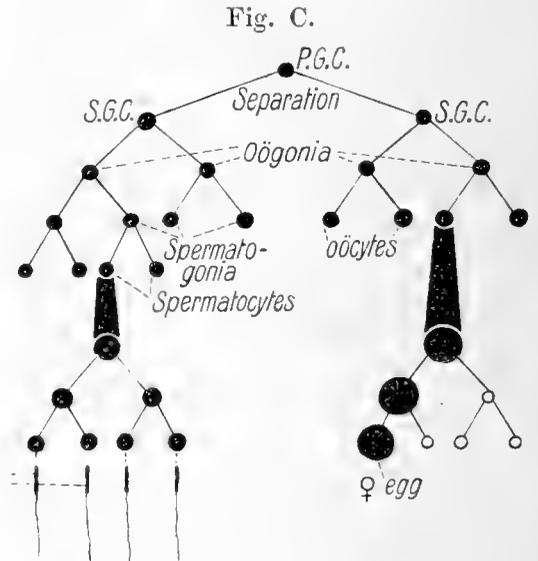


Fig. A. Oogenesis and determination of sex in *Raja batis*, the smooth skate. At P.G.C. is shown a primary germ-cell, which by division gives rise to two secondary germ-cells, S.G.C. By the word "Separation" it is indicated, that at this point is the parting of the ways, which will culminate along the one line in female oocytes, along the other in male ones. The oocytes are labelled O.C. From the separation to the final phases of the determination and reduction there are shown  $n$  mitoses along the female line,  $n+1$  along the male line. The remainder of the figure depicts the "ripenings" of a male- and of a female-egg.

Fig. B. For comparison with the preceding figure there is here shown the probable course of spermatogenesis and determination in *Paludina*, *Pygaera* etc. The lettering as before, except H. Sp. C and W. Sp. C, which denote the oöcytes destined to form hairlike and wormlike spermatozoa respectively. From the line of the reduction to the formation of the two kinds of spermatozoa after F. MEVES.

Fig. C. Course of oogenesis and spermatogenesis in pure hermaphroditism. For comparison with Figs. A and B.



seen in some hermaphrodite animals, such as the leech and Ascidian, require elucidation.

It has been pointed out, that the final division of the oogonia into oocytes is the latest period, at which the determination of sex

can happen. I now fall back upon the division of the primary germ-cells into secondary ones as the point, at which the first step in the determination is taken. The initiation of the process here would account for the inability of the latter to undergo independent development. Moreover, it would explain how in the leech in certain gonads only (female-)eggs were produced, in others the equivalents of male-eggs, spermatocytes etc.<sup>1</sup>). Many other developmental facts are cleared up by this reference, such as long successions of eggs of a certain category in some instances of parthenogenesis.

In the diagrammatic Fig. A an attempt has been made to depict what must be the actual course of events in the oogenesis of *Raja batis*.

To Fig. A another of the spermatogenesis of cases with two forms of spermatozoa has been added in Fig. B. This will complete the comparison, but a lengthy description of the figure will hardly be called for. As oogenesis and spermatogenesis must and do follow along parallel lines, the details of Fig. B closely resemble those of the preceding figure of oogenesis.

Lastly, the course of events in hemaphroditism is depicted in Fig. C.

It will, I trust, be clear to the reader how in oogenesis, as depicted in Fig. A, along with the degeneration and suppression of germ-cells anywhere along either of the lines leading to male and female oöcytes, Nature is able to regulate the sexes in any way she finds fit. The two means adapted to carry out this end are variation in the number " $2^n$ " and degeneration of germ-cells. In the skate the number " $2^n$ " is apparently greater by a unit along the line of the male oöcytes than along that of the female ones. In cases of parthenogenesis with complete suppression of the males " $2^n$ " need be only 1 along the male line, and even this may as a rule be suppressed.

It must be pointed out, that the like is true of spermatogenesis. Although in some or many instances, as apparently would be the

---

1) The instance of the leech or earthworm would seem to suggest the probable production of only one sort of egg in any particular gonad of a segmented animal, such as a dioecious worm. In all probability the existing arrangement of the gonads of the common leech, for example, has been inherited from some dioecious ancestor, in which the representatives of the present ovaries gave rise to female-eggs, the equivalents of the existing testes being the seat of "origin" of male-eggs. It may be concluded, that in any segmental arrangement of ovaries in dioecious Metazoa certain of these give rise to male-eggs, others to female eggs only.

case in the skate, two sorts of spermatozoa may not be fully differentiated, the procedure of forming these must of necessity invariably be initiated. But, as in some instances of oogenesis, such as in parthenogenesis with complete suppression of the males, it may be arrested at any point after the separation<sup>1)</sup>. This will simply mean, that the cell or cells, set apart to form a second kind of male gamete or spermatozoon, will undergo degeneration at some point or other prior to the differentiation of gametes. This may happen somewhat after the manner already described for *Cicada* (WILCOX), or the degeneration may take place at still earlier periods.

It is concluded, that the beginning of the determination of sex takes place in the division of the primary germ-cells into secondary ones by a separation along two lines, as shown in the diagrammatic figure (Fig. A), and that the final step in the procedure, the actual determination of sex, is taken by the reduction of the chromosomes in the oocytes and spermatocytes.

The peculiar phenomena, associated with the reduction, with the first appearance of the diminished number of chromosomes, become intelligible from the above. Although, according to the testimony of BOVERI and others, the reduction be not brought to pass by a mitotic division, it happens in the closing phases of one such, where the oogonia, for example, become oocytes<sup>2)</sup>. In its origin the determination of sex must have been brought about in the course of some cell-division; but now, owing to the intercalation of new mitoses, it follows a certain one, and in such a way as to appear to be a part of it<sup>3)</sup>.

1) This explains how the occasional neglect to suppress one or more of the forerunners of male-eggs in certain cases of parthenogenesis with the usual absence of male individuals but with their rare and sporadic appearance, as described by WEISMANN and others, may lead to the production of a male-egg, capable of development.

2) From this it would seem to follow, that the four spermatozoa are alike in all their fundamental characters (in their hereditary features), and the same must be true of the actual egg and its three polar bodies. That is to say, the four gametes, derived from any particular oöcyte or spermatocyte, must be identical.

3) WOLTERECK has already interpreted the synapsis as a suppressed mitosis. He writes: "Gleichwohl scheint auch die Synapsis des Cyprisovars mit einer Theilung in Verbindung zu stehen, welche jedoch nicht mehr, wie dies HÄCKER für *Canthocamptus* annimmt, zur Durchführung kommt, sondern vielleicht eine unterdrückte mitotische Theilung darstellt." (Zur Bildung und Entwicklung des Ostracodeneies, in: Z. wiss. Zool., V. 64, p. 596—623, 2 plates, l. c. p. 615.)

Though the determination of sex be not effected directly by cell-division, there must be in every developmental history some point at which the separation of the forerunners of unlike gametes is carried out by mitosis. The phenomena of the reduction only complete the process initiated at this.

In the formation or differentiation of two sorts of gametes from the starting point of a primary germ-cell, it may be insisted, it is probably mainly a matter of the number of mitoses from the start to the finish. To put the point differently, apart from its different destination, but probably in some way correlated with this, in the divisions leading to the formation of a male-egg (Fig. A), as already pointed out, there is obviously one more mitotic division than along the line resulting in a female-egg. This in the skate is evidenced by the lesser number of primary germ-cells, formed by a male-egg, than by a female one. But, as the primary germ-cells are of the like sizes in the two cases, as obviously from this fact and from the number 512 of primary germ-cells formed by the female-egg the missing division has been made good in the cleavage of the latter, and the like starting point has been reached in both cases in the primary germ-cells.

In addition, were an oocyte, destined to give rise to a male-egg, to be turned aside from the final phenomena of the ripening, and were it instead thereof to undergo some additional mitoses, perhaps only two, the result would be the production of spermatozoa, instead of a male-egg.

Similarly, it is probable, that in spermatogenesis with two categories of spermatozoa, as in *Paludina*, the number of mitoses in some way causally related to the kind of sperm resulting, is a different one along the line of the hairlike sperm (probably a greater one), than along that of the wormlike one. And these two numbers again may or may not be identical with those in the parts of the cycle leading to the differentiation of two sorts of eggs.

Summing up, the differentiation of a particular form of gamete is, apart from other possible factors, probably a function of the number of mitotic divisions from the starting point of the primary germ-cells to the ending at the oocytes and spermatocytes respectively.

### IX. Concerning the Origin of Sex in the Metazoa.

The sexual reproduction of the Metazoa is doubtless a modification of an original isogamy. It would appear to be derivable from such through a former heterogamy of twofold gametes, micro- and macro-gametes. Perhaps it would be futile to speculate whether the actual heterogamy of fourfold gametes arose prior to the formation of sterilised Metazoan persons. On this question the writer expresses no opinion. One obvious result of the production of such an individual, as an incident of the developmental cycle, has been to reduce, or to keep short, the period of gametic union.

As already elsewhere recorded, in the skate the union of the nuclei of the two gametes is what may be termed a loose one; for, exactly as already described by RÜCKERT and HÄCKER in other and similar cases, paternal and maternal parts of the nuclei remain distinct. This is so for that portion of the cycle of the germ-cells, which culminates in the formation of what have been termed the primary germ-cells. That is to say, the duplication and loose union are retained, until the germ-cells of like generation and equivalence with that which formed the embryo, after the long resting phase — during which the embryo is in course of evolution — divide and form secondary germ-cells; or, in other words, until the initiation of the ensuing sex-determination.

We may, perhaps, look upon the reduction and sex-determination as originally merely an undoing of the previous union, such that, if the gametes were  $E$  and  $e$ , and  $S$  and  $s$ <sup>1</sup>), where the two unions resulted in  $ES$  and  $es$  as the zygotes, then these latter at the ensuing reduction may have separated into  $E$  and  $S$ ,  $e$  and  $s$ , but while  $E$  and  $s$  retained their nature as female-egg and hair-like spermatozoon respectively,  $S$  became the male-egg and  $e$  the second form of spermatozoon. Putting the matter in tabular form, and assuming the continuity of the conjugating nuclei from generation to generation, we obtain the following result:

	Female-egg	Male-egg	First sperm	Second sperm
First generation	$E$	$e$	$S$	$s$
Zygotes	$ES$		$es$	
Second generation	$E$	$S$	$e$	$s$
Zygotes	$Ee$		$Ss$	
Third generation	$E$	$e$	$S$	$s$

1)  $E$  and  $e$  being the two forms of eggs,  $S$  and  $s$  the spermatozoa, respectively arranged and destined to unite with them.

That is to say, in the "grand-child-generation" we revert to the original condition. Whatever basis of truth there be in this conclusion, it is none the less of interest, because from other considerations there are reasons for attaching more importance to the grandparental conditions than to the parental ones.

For the present the above may be regarded as a "Selbstgespräch", and it is merely intended to show how out of simple beginnings present conditions could conceivably have been derived. But, in fact, matters are complicated by two things, 1) the non-functional nature of the second form of spermatozoon, in most cases at any rate, and 2) the fact, that reduction is now usually not merely an undoing of the previous union, for female traits may be handed over to the male-egg etc.

The mingling of characters, due to the union of egg and sperm, termed by WEISMANN "amphimixis", is to all appearance only complete for the embryo, which thereafter arises, and, strictly speaking, not for the primary germ-cells of the latter. As already recorded, these retain their nuclear duplication, as long as they are primary germ-cells: they could make the mingling more complete, were they to develop like the embryo. But with their division into secondary germ-cells they initiate the reduction. Were this a halving in GALTON'S sense, then all the consequences drawn by him might follow. But it is doubtful, whether the matter be carried out with such mathematical precision. In any case, after the reduction is complete, we are not dealing with half cells, for in the forerunners of both male and female gametes there are usually two further divisions to form the latter. As these two mitoses cannot possibly be qualitative — in the absence of a "reducing division" — the egg and its three polar bodies must be identical gametes in all essential characters (except size), and the like must be true of the four spermatozoa formed from one spermatocyte. The amount of variation, of variety, assumed by WEISMANN to obtain in the gametes, and to be induced by a reducing division, is far greater than is required by the facts. Indeed, it may be doubted, whether under it „offspring" could bear any great resemblance to their immediate "ancestors" <sup>1)</sup>.

---

1) Owing to the facts, concerning the course of the development from one generation to the next, and to the mode of formation or evolution of the embryo from one primary germ-cell, as revealed by the writer's researches, the words "offspring" and "ancestor" possess no

Since the foregoing was written, HÄCKER<sup>1)</sup> has published further studies upon the persistence (the autonomy, as he now would term it) of the paternal and maternal nuclear elements. Without citing his paper at length it may be noted, that he speaks of a possible competition between the two halves and its importance for the question of the nature of the prepotency of one parent. In embryological lectures I have also pointed this out, and in conversation with other zoologists. It had not been my intention to enter further into the question at this juncture. What was written in the earlier part of this section appeared to suffice for the present, and, perhaps, until more light had been found. But science moves apace, and HÄCKER's paper dispels further reserve.

The conceptions of the writer concerning this matter are briefly as follows.

1) The union of the nuclei of the two gametes in fertilisation is the joining of two individualities. In HÄCKER's terminology their autonomy is retained along the germinal track and in the primary germ-cells.

2) In the primary germ-cell, which unfolds itself as an embryo, this autonomy is shattered, with the resulting conquest of the stronger, i. e. more potent portion. As each nucleus is made up of a series of characters or qualities, this conquest may be on the part of all those of one nuclear half, or of the greater or less number than half of those of either portion. That is to say, the offspring will reflect the sum-total of the half of all the characters of the two lines, paternal and maternal, represented each by a unit in each of the gametes. For clearness, if all the paternal characters contained in the sperm, and, therefore, in the spermatic half of each nucleus along the germinal track, be represented by a red pack of cards, and if all the maternal characters of the egg be symbolised by a blue pack of cards, the offspring will be made up of characters, which taken together make up a complete pack of cards, (not two such), red or blue in any proportion. The duplication in the nuclear elements is equivalent to a doubling of all the characters handed down along the two lines of the egg and sperm. The "embryo" can only contain half of these characters.

---

morphological meaning, or that commonly attached to them in daily life becomes nonsensical, when applied to the facts of development.

1) HÄCKER, V., Ueber die Autonomie der väterlichen und mütterlichen Kernsubstanz vom Ei bis zu den Fortpflanzungszellen, in: *Anat. Anz.*, V. 20, 1902, p. 440—452, 11 figs.

3) As already indicated, the reduction of chromosomes must originally have been merely an undoing of the previous conjugation, such that each separated half became a gamete, or gave rise to such. This separation originally took place at the division of the primary germ-cells into secondary ones. By the intercalation of new mitoses it has been delayed until the end of this intercalated series, until the division of the oogonia into oocytes, for example. The result of this has been, that the reduction is no longer effected by cell-division, but it appears in the closing phases of such a division.

4) The one half of each nucleus, which originally like the rest itself gave rise to gametes, owing to the separation (Figs. A and B), due to the intercalation of new mitoses, is thus lost in and during the reduction. The separation along two lines to form gametes having taken place once at an earlier point, it cannot be repeated.

In considering the reduction and allied questions, such as those of heredity, two factors must not be overlooked. These are, that, on the one hand, the line of "ancestry" ends in the "embryo", which forms a termination of two series of "ancestors", paternal and maternal, and that, on the other, it is continued onwards for the germ-cells without passing at all through the embryo. This has hitherto, owing to the nature of prevailing conceptions of the relationships of embryo and germ-cells, been ignored.

Moreover, a reduction in the number of chromosomes is the ultimate consequence of the previous conjugation of two cells. This might seem to be too obvious for mention. But, if it be put in another way, the need of insisting upon it may be clear. As reduction of chromosomes now precedes conjugation of gametes, it has been assumed, that this was always so, even at the start of the process. STRASBURGER rightly pointed out some years ago, that the reduction might be regarded as a reversion to what obtained before conjugation was initiated, and, perhaps, this expresses what has been urged above.

The result of this is, that in conjugation we can never have a union of half entities or individualities, for the process must originally have started with whole ones, and with such it must be continued.

This conclusion throws some new light upon GALTON's law of ancestral inheritance.

## X. The Regulation of Sex in Nature.

Properly speaking, the problem of the mode or modes, by which Nature may be supposed to regulate the proportions of the two sexes

is beyond the scope of the present enquiry. With the facts recorded here it will in future be impossible to regard the regulation of sex as, strictly considered, an embryological problem. But it may be permissible to draw attention to one or two of its aspects, and to state some conclusions concerning these.

From the preceding pages it would, of course, follow, that the males of a species have as little influence on the regulation of sex for the following generation as upon its determination. In other words, the regulation of sex, like its determination, must lie with the females. The proportion of the two sexes, produced by any given female, and in most instances the order of development of male and female embryos do not belong to the question, for these two factors may be determined by the "ancestry" of the particular individual, and Nature, as TENNYSON wrote, is "careless of the single life". The individuals of a species stand in a relation to her, similar to that occupied by the common soldiers of a great army to the Field Marshal Commanding, the difference being, that in Nature's vastly greater army of the race the individual is far more insignificant than in the human machine.

What Nature concerns herself with is the regulation of the proportion of the sexes for the race as a whole: any and, indeed, every individual case may be an exception. Eliminating the males, and disregarding the cases of individual females, from known facts and factors and from the recognition, that sex and what appertains to it are decided very early in the life of one generation for the next following one, certain conclusions may be reached.

It must first of all be noted, that the normal proportion of the sexes varies enormously in different species. Thus, in some *Daphnidae*, according to the researches of WEISMANN, already cited, male individuals either never occur at all, or only at long intervals. This is an extreme case, but it will serve to demonstrate, that the proportion of the sexes is largely due to hereditary influences. This becomes certain from WEISMANN's discovery, that in some instances they appear only in fixed predetermined generations.

Apart from such exceptional examples it would appear to be a general rule in very many portions of the animal kingdom — and among plants — that the first offspring should be either predominantly male, or even entirely so. Additional evidence in the like direction is furnished by hermaphroditism. Zoologists have long recognised in very many cases of this, that the first "sexual cells" to ripen are the

spermatozoa. Such forms are spoken of as "protandrous hermaphrodites". As we have seen in earlier pages, the spermatozoa of hermaphrodites are products of transformed male-eggs. So that here again we are confronted with an earlier ripening of male-eggs or their products, and this is the same thing as the production of males before the ripening of female-eggs.

The ripening of more male- than female-eggs in the first instance is of very great importance, for owing to the rôle played by the female in sexual reproduction it converts the regulation of the sexes into a self-adjusting one<sup>1)</sup>. This was also HENSEN's and DÜSING's<sup>2)</sup> conclusion, though the latter failed to recognise the very simple way, in which it could be, and probably is, brought to pass. He believed, that, for example, where the males predominate, there is a greater probability of an early fertilisation of the eggs, and that, therefore, there would result a much greater number of female young. The consequence would, however, probably be the opposite, a still greater preponderance of the males.

In dealing with this problem attention may not be fixed upon but one generation. With such any self-regulating arrangement has not time to operate. Many generations may be required, before an equilibrium can be established. A preponderance of males is only important for the generation, in which it happens, for the males have no influence on the sexes of succeeding generations. What is the deciding factor would appear to be a decrease of either the males or the females of a race, such that the total number of individuals was seriously affected. A decrease in the number or proportion of males is hardly likely to cause a like diminution in the number of young born: if it do so, it will probably bring the self-regulating mechanism into action by the decrease in the number of females in the way to be presently indicated. A diminution in the number of females will in all probability bring about an increase in the number of young produced by each and all the females. As a result, owing to the presence of more female-eggs than male ones in those later ripened, there will, in the first instance, be something of an increase in the number of female young. As the first progeny of these latter will once again be predominantly male, in the third generation there will

1) Probably in plants also.

2) DÜSING, C., Die Regulirung des Geschlechtsverhältnisses bei der Vermehrung der Menschen, Thiere und Pflanzen, in: Jena. Z. Naturw., V. 17, 1883.

be more males than in the preceding generation. The oscillations will go on, until equilibrium be reached. The decisive factors in the whole question are 1) the fact, that with the female and not the male the determination and regulation of sex for the succeeding generation lie, and 2) the circumstance, that the proportion of females apparently increases with the number of offspring<sup>1)</sup>.

A sudden preponderance in the number of the males is not of gravity, for this can easily be put right in the next generation. A decrease in the males will at first lead to an increase in the females, and, finally, from these to an increment in the males. A sudden augmentation in the females will be followed by the production of more males, and thus indirectly it may lead to a decrease in the females. A diminution in the number of females must be followed by the bringing forth of more young by the remaining ones, and from this an increment in the females will ensue.

There is much statistical evidence, going to show, that at first the offspring in man embrace more males than females. Tables contradictory to this result also exist, and for fuller information the reader may refer to other works treating of the problems of sex, such as HENSEN'S<sup>2)</sup> "Zeugung". As we have now disposed of any supposed influence of the male, these tables must be differently interpreted than hitherto. Thus, where it is said, that the father was older than the mother, it must be assumed, that the mother was young, and so on<sup>3)</sup>.

Whether the aforesaid self-regulating arrangement<sup>4)</sup> be or be not

---

1) Large families will, therefore, increase the population in succeeding generations, because of the greater number of females thereby arising: small families tend to produce the opposite result, because of their unfavourable effect on the number of females.

2) HENSEN, V., *Die Physiologie der Zeugung*, Leipzig 1881, p. 203—207.

3) These tables prove nothing, as HENSEN has already insisted. The introduction of the father's age as a factor, and the vague statements, as to the actual and relative ages of the chief agents, the mothers, completely vitiate them.

4) Objections will doubtless be raised as to the validity of the conclusion. Of such two very obvious ones may be noted: the queen-bee sometimes in later life only lays male-eggs, i. e., when her store of sperms is used up, and among the Chinese, where female infanticide is practised, the race shows no signs of decrease. Regarding the first it is in reality a diseased condition, and it leads to disastrous results, the death of the hive. Under normal conditions the queen-bee produces

that employed by Nature in both animals and plants it must be obvious, that one simpler and better calculated to suit the end is hardly conceivable.

### Summary of Chief Conclusions.

Reviewing briefly the ground covered in preceding pages, it is seen, that sex in its origin from a primeval isogamy was bound up with the constant differentiation of fourfold gametes. These were such, that two of them, the female- and the male-eggs, were ultimately formed within a sterilised Metazoan person, the female, while the development of the remaining two, the two kinds of spermatozoa, was allotted to a similar but not identical person, the male. The gametes of the female, that is, the two forms of eggs, possessed functions different from those of the two kinds of spermatozoa of the male, and for this reason alone a sexual difference between the male and the female, a dimorphism, was bound to follow. Of the twofold gametes of the male it is to all appearance rare at the present time to find the full and complete differentiation of both in any given case, but this is known to happen in *Paludina vivipara*, *Pygaera bucephala*, and a few other instances. In others one form of male gamete undergoes more or less complete suppression in the course of the spermatogenesis, thus in *Cicada*, *Bufo calamita*, *Hyla*, *Rana esculenta* etc., the degree of degeneration varying in different cases. Though never of functional value — unless it take the place of the ordinary form of sperm — the second kind of spermatozoon is probably always represented by something in every Metazoan spermatogenesis, its development must at least be initiated, but it may be arrested anywhere in the history of the spermatogonia, or in the spermatocytes. It is the task of the functional spermatozoon to bring about the effects due to amphimixis.

Since it is the egg, which develops, and not the sperm, the burden of providing for the continuance of the race falls upon the female Metazoan, or rather upon the germ-cells, of which it is the host. To carry out this duty the differentiation of twofold gametes, the male- and the female-eggs, is needful. The germ-cells of the female thus make

---

in later life a greater proportion of female-eggs than of male ones. If female infanticide were very general in China, the race would infallibly die out, for no females would be left; those murdered are such as, owing to the prevailing social conditions, would produce no offspring. Obviously, this example proves the truth of the thesis up to the hilt.

provision not only for a new batch of female-eggs, but also for one of male-eggs. The determination of sex for the next generation thus lies with the germ-cells of the female Metazoan organism.

In all dioecious Metazoa three kinds of functional gametes are constantly needed and differentiated, of these two arise in the female, one in the male.

The actual determination of sex is initiated at the division of the primary germ-cells into secondary ones: it is completed at the formation of the oocytes and spermatocytes, and its manifestation is accomplished by the numerical reduction of the chromosomes in these. The determination does not come about in the primary germ-cells, for if one of these undergo independent development alongside the embryo, the result is the bringing forth of identical twins. All known cases of like-twins are of the same sex, and from this it follows with absolute certainty, that the primary germ-cells are alike in sexual potentialities as in other respects. From a host of evidence it is certain, that the determination of sex does not take place later than the formation of the oocytes and spermatocytes. The history of the two sorts of eggs of *Raja batis*, *Hydatina senta*, *Phylloxera*, and *Dinophilus gyrociliatus*, and that of the twofold spermatozoa of *Paludina vivipara* and *Pygaera bucephala*, suffice to demonstrate the truth of this.

Hermaphroditism is associated with the partial or complete suppression of one form of gamete, the male-egg: parthenogenesis, on the other hand, entails the occasional, or the cyclical, arrestment of one or other of the two gametes of the female. If it ever become acyclical with the consequent disappearance of the males, with these there vanish the male-eggs, which produce them, and the spermatozoa. That is, in such instances the only functional form of gamete left is the female-egg, with which there remains no other form of gamete to unite. (Actually, there is union with a polar body [BOVERI] — a form of isogamy.)

Of very great importance for many questions is the recognition, that any particular form of gamete may undergo suppression at any period of the life-history; thus, in some instances of the rare production of male persons their occasional appearance is undoubtedly due to the omission to suppress one or more of the forerunners of male-eggs. Similarly, the rarity or the apparent absence of a second form of spermatozoon is readily explicable.

Since there is no qualitative mitosis subsequently to the formation of oocytes and spermatocytes, all four products of any one of these

latter, that is to say, the four spermatozoa, or the egg and its three polar bodies, must be identical gametes. In spite of the non-functional nature of the second kind of spermatozoon, a greater percentage of abortive gametes may still obtain in oögenesis than in spermatogenesis.

The total of the females of the race occupy a relation towards the regulation of sex in nature, similar to that filled with regard to its determination by the individual. In other words, the regulation of sex appertains to the total of the females, and the males possess no influence whatever upon it.

The regulation of sex would appear to be effected by a self-adjusting arrangement, as HENSEN and DÜSING insisted without identifying its character. This method of self-regulation is explained more fully in the text: it would appear to be based in the predominance of female over male offspring, in both animals and plants, in the later born young.

Any interference with, or alteration of, the determination of sex is absolutely beyond human power. To hope ever to influence or modify its manifestations would be not less futile and vain, than to imagine it possible for Man to breathe the breath of Life into inanimate matter.

For the workings of Nature in sex merge in her revelations of Life itself.

## Description of Plate.

### Plate 45.

Fig. 1. The two forms of spermatozoa, the hairlike and the giant-sperm, of man (*Homo sapiens*). After von WIDERSPERG, from WALDEYER, 'Die Geschlechtszellen', in: HERTWIG's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelthiere. 1000: 1.

Fig. 2. The two forms of spermatozoa of *Hyla arborea*. After VON LA VALETTE ST. GEORGE. From the same source as Fig. 4.

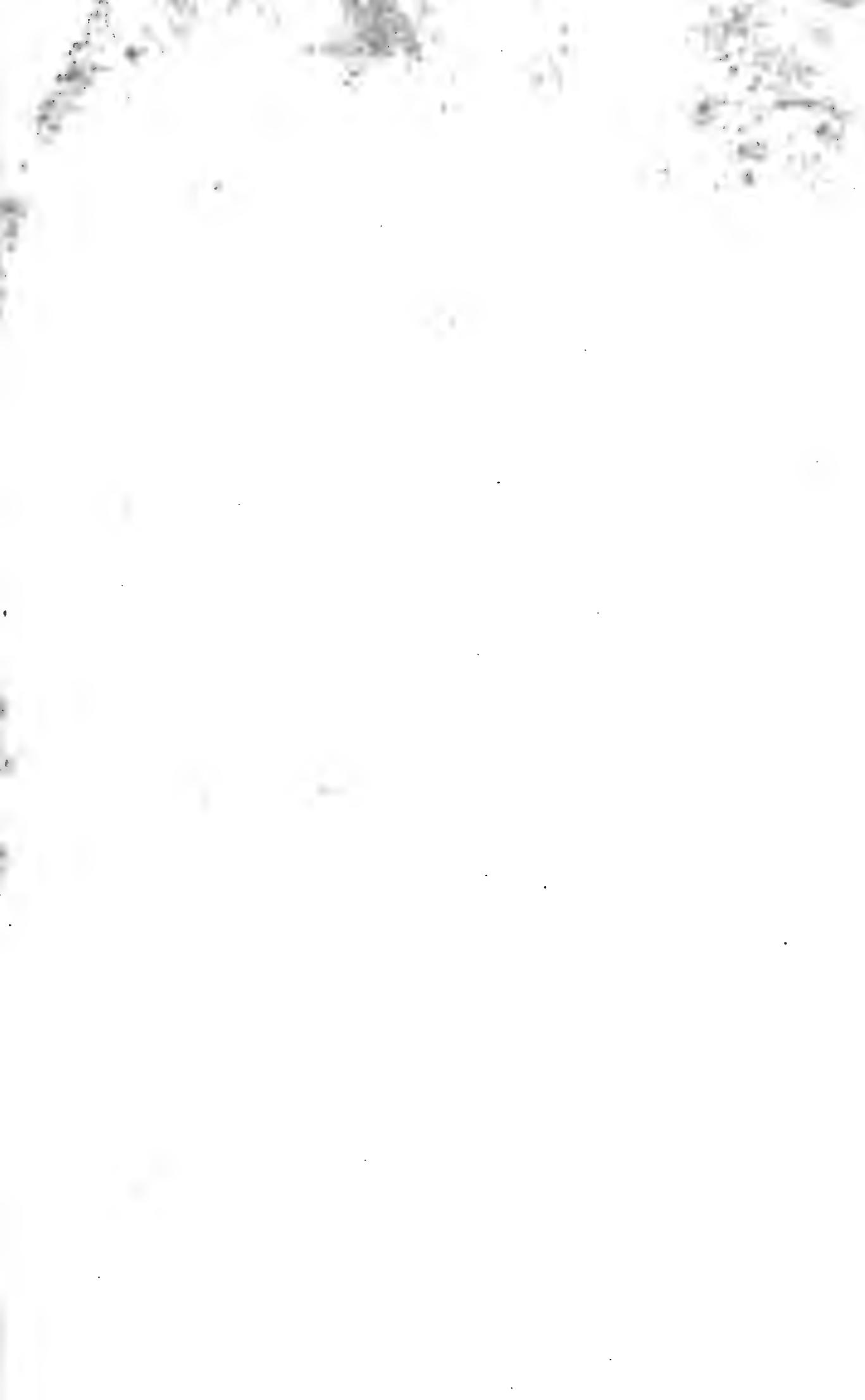
Fig. 3. Three stages in the spermatogenesis of the wormlike sperm of *Paludina vivipara*. After F. MEVES. From KORSCHOLT & HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere, Allgemeiner Theil, 1902.

Fig. 4. A the wormlike, and B the hairlike spermatozoa of *Paludina vivipara*, and C the two ends of the former under high magnification. After F. MEVES. From KORSCHOLT & HEIDER as before.

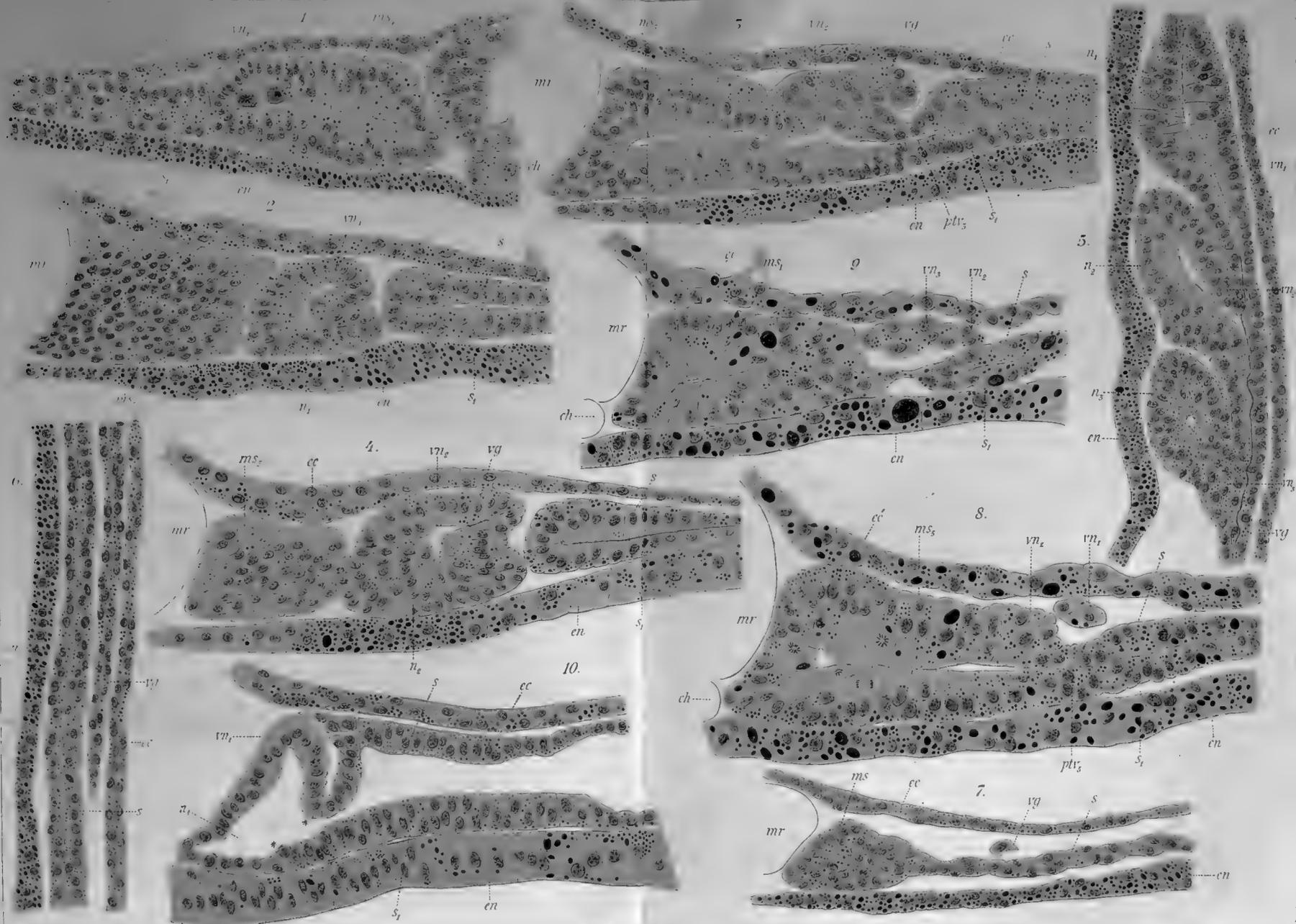
Fig. 5. Wormlike spermatozoa, A of *Cypraea caput serpentis*, B and C of *Murex brandaris* (B unripe, and C completely formed), D of *Pteroceras lambis*, E of *Strombus lentiginosus*, and F hairlike or ordinary sperm of the latter species. B and C after R. KOEHLER, the rest after BROCK. From KORSCHOLT & HEIDER as before.

Fig. 6. Cocoon of *Dinophilus apatris* = *gyrociliatus*, with large female- and small male-eggs. After KORSCHOLT. From KORSCHOLT & HEIDER as before.

Fig. 7. The life-cycle of *Phylloxera vastatrix* after LEUCKART & NITSCHKE and after RITTER & RÜBSAMEN, from WEISMANN, Descendenztheorie, 1902. The figure is reproduced to illustrate the female-,  $E^1$ , and the male-,  $E^2$ , eggs.  $F^1$  and  $F^2$  are respectively the female and male forms arising from these.















1871

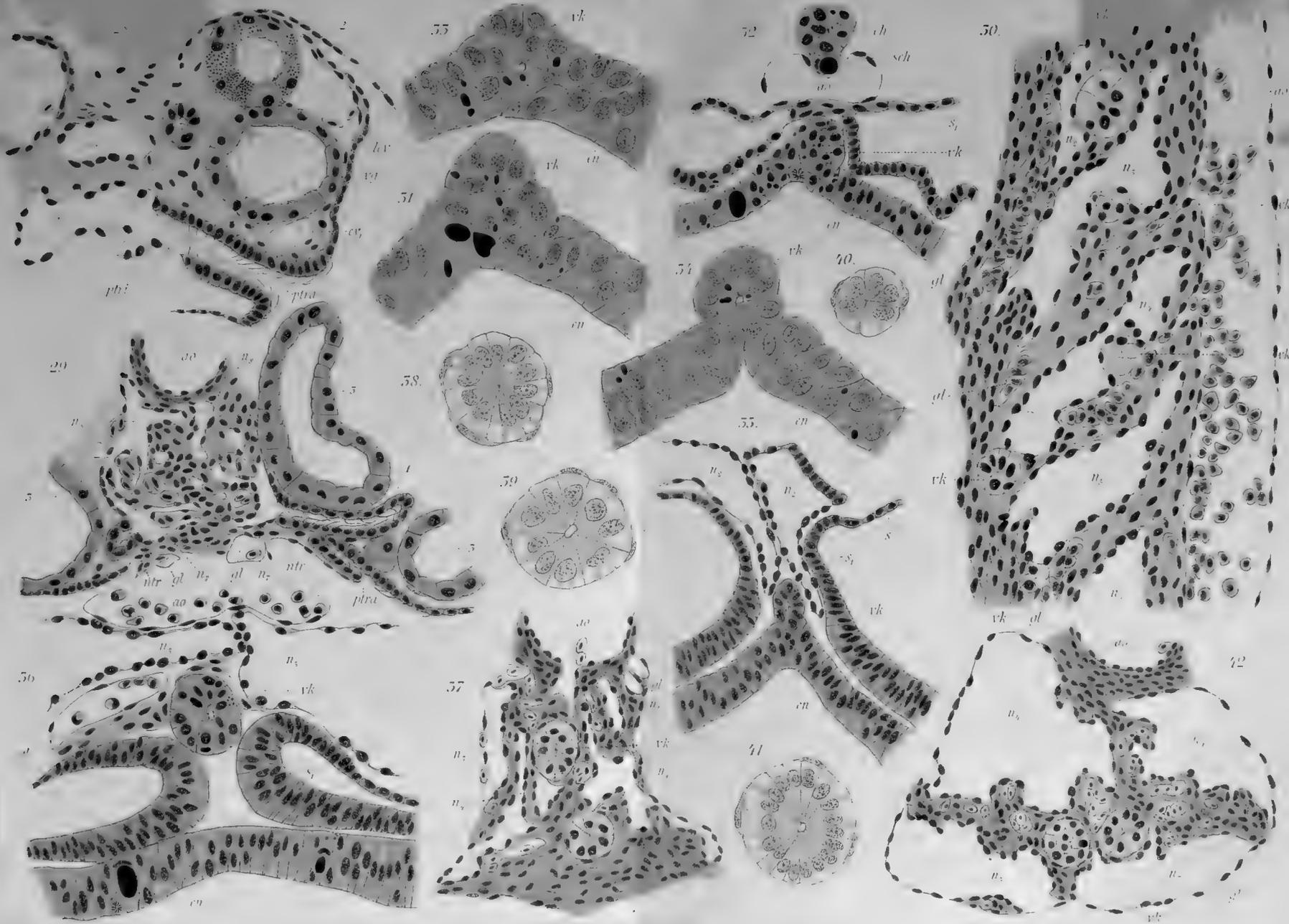
1871

1871

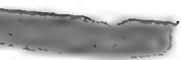
1871



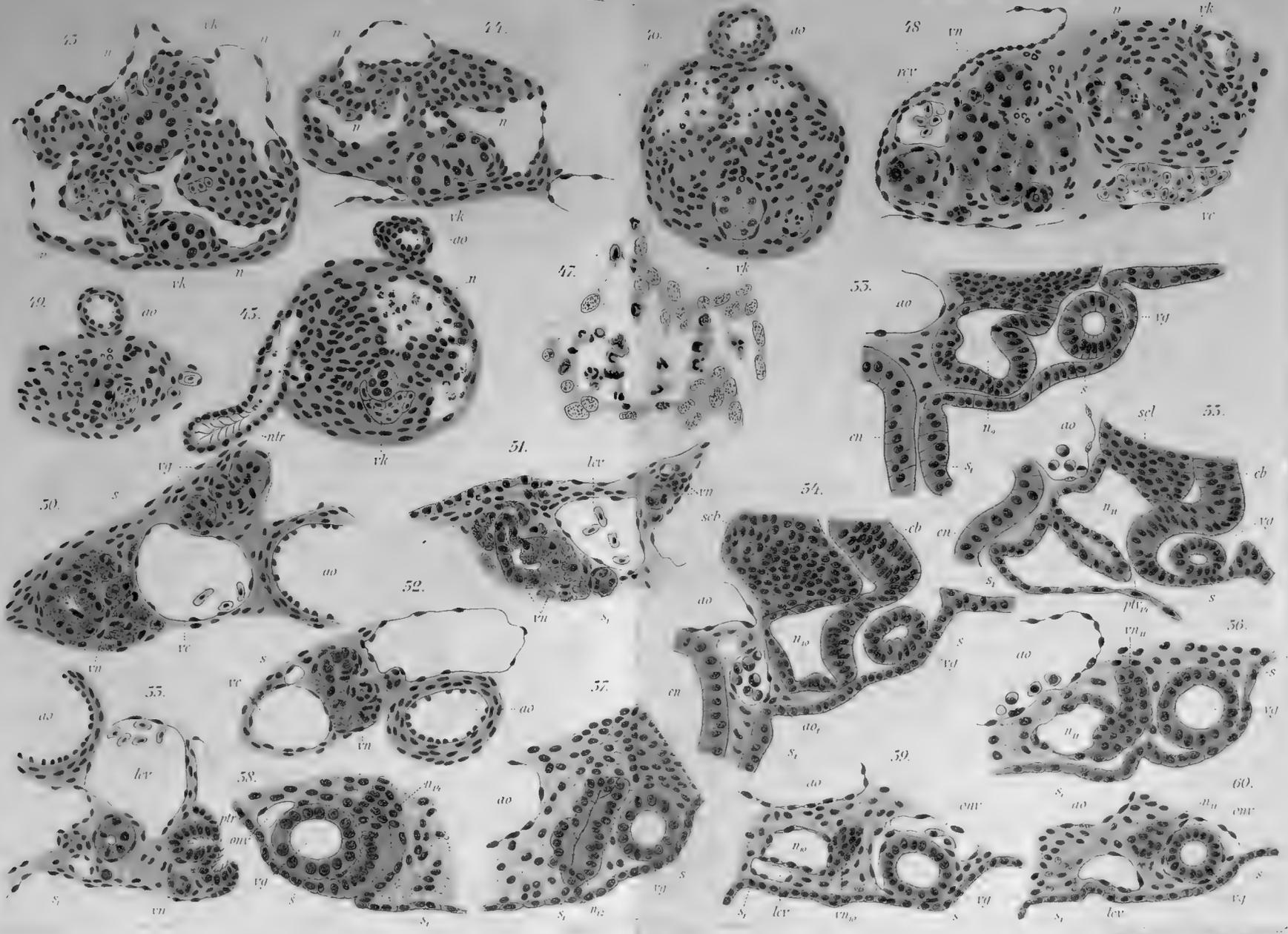


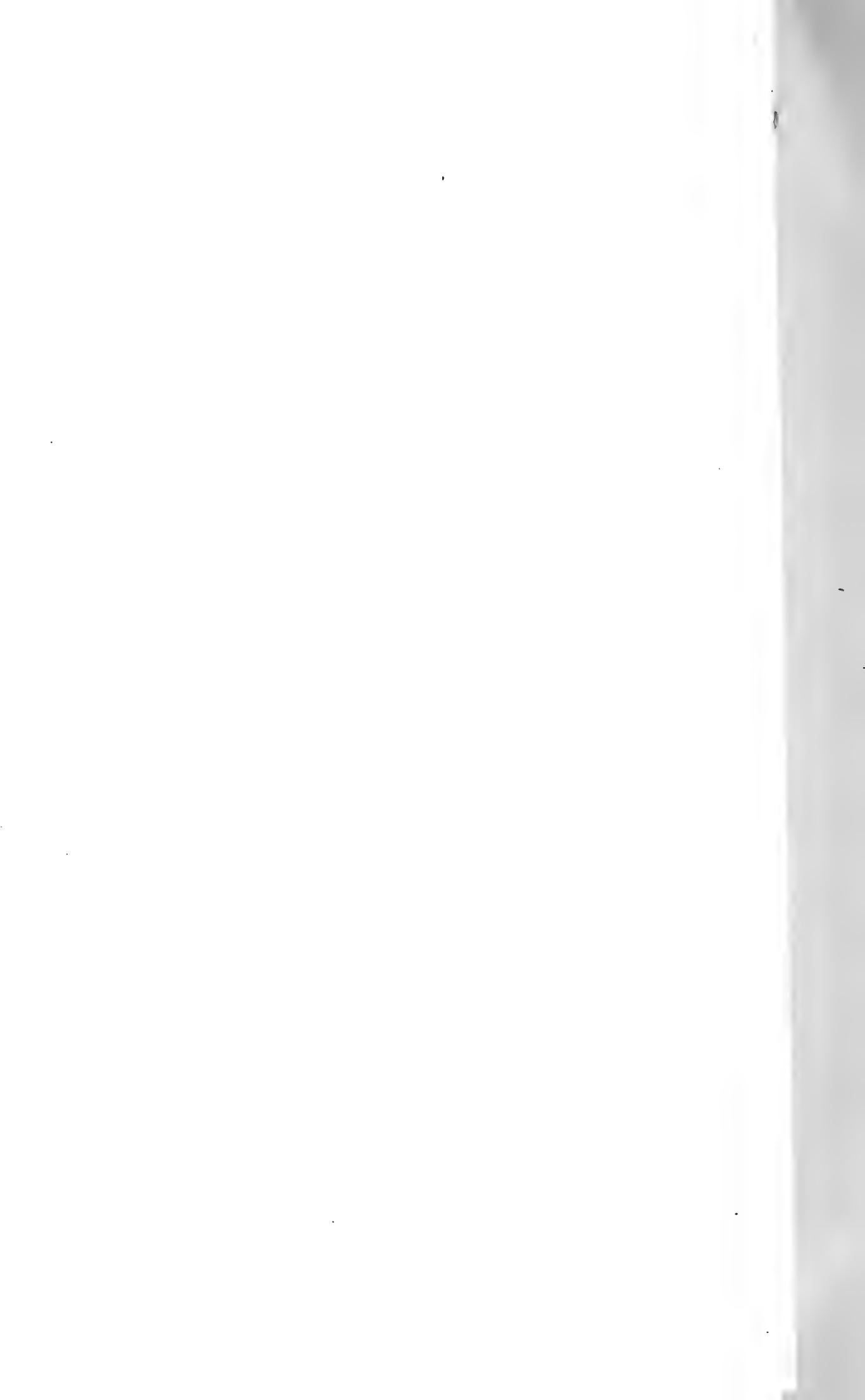






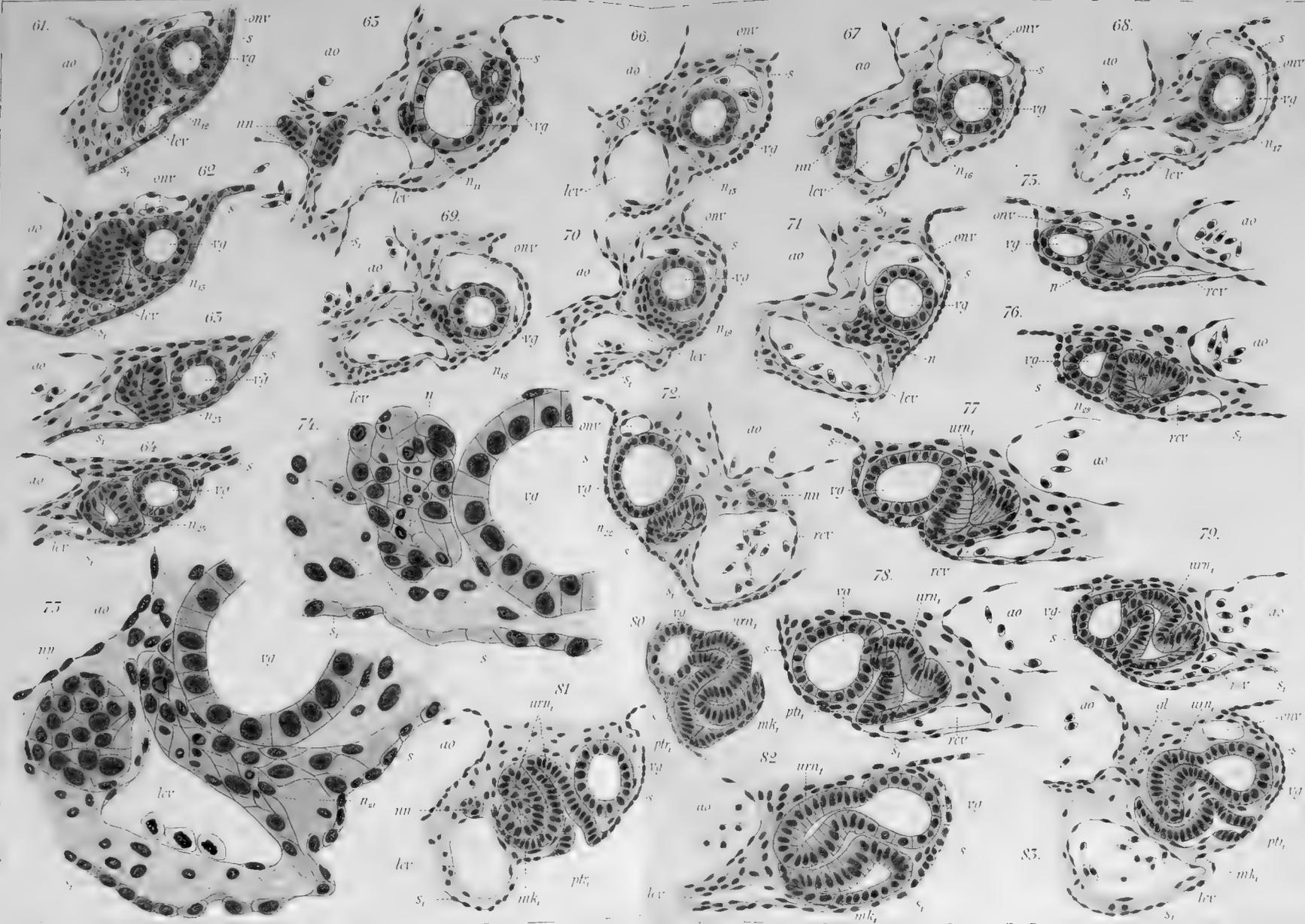
























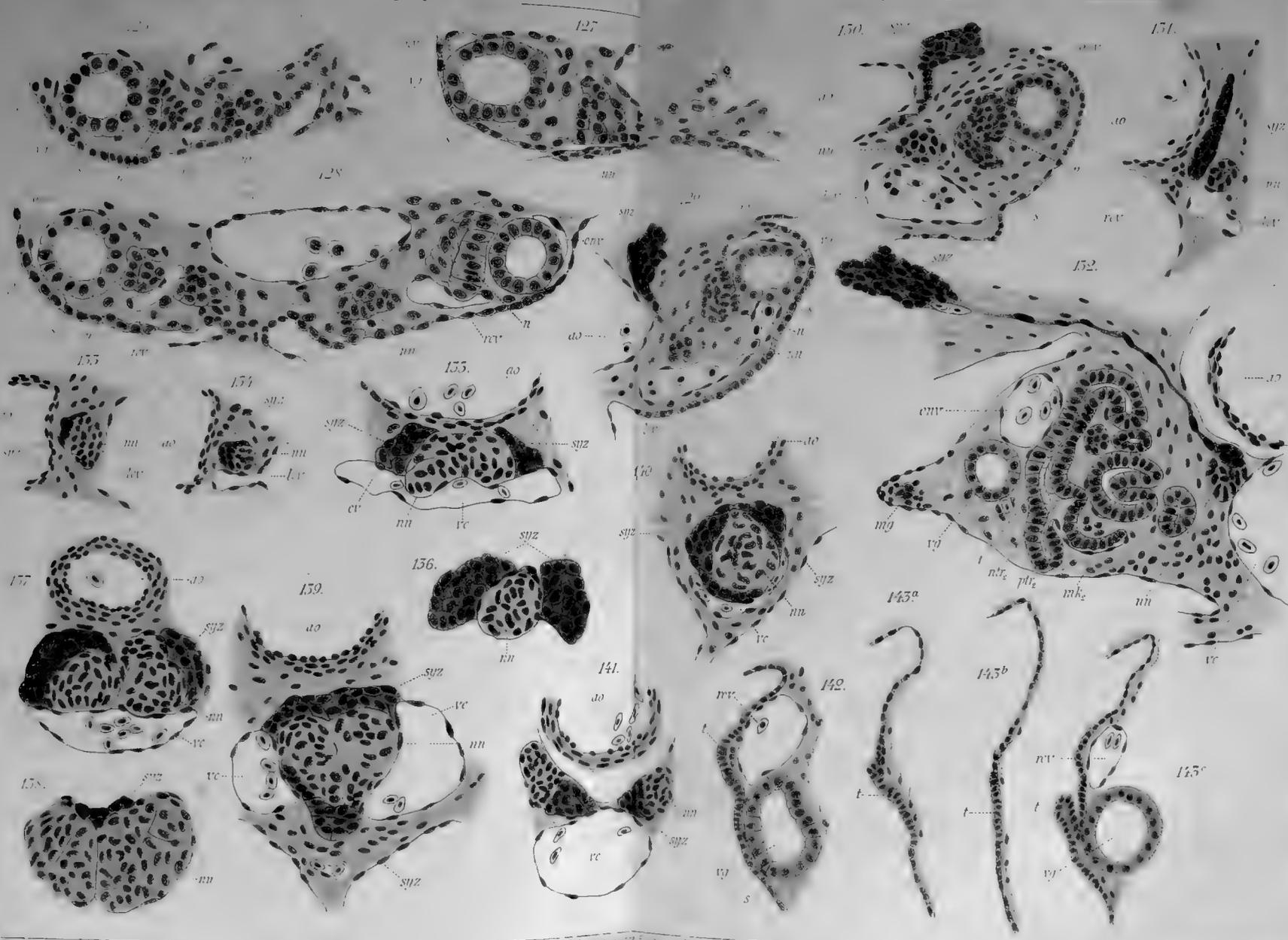


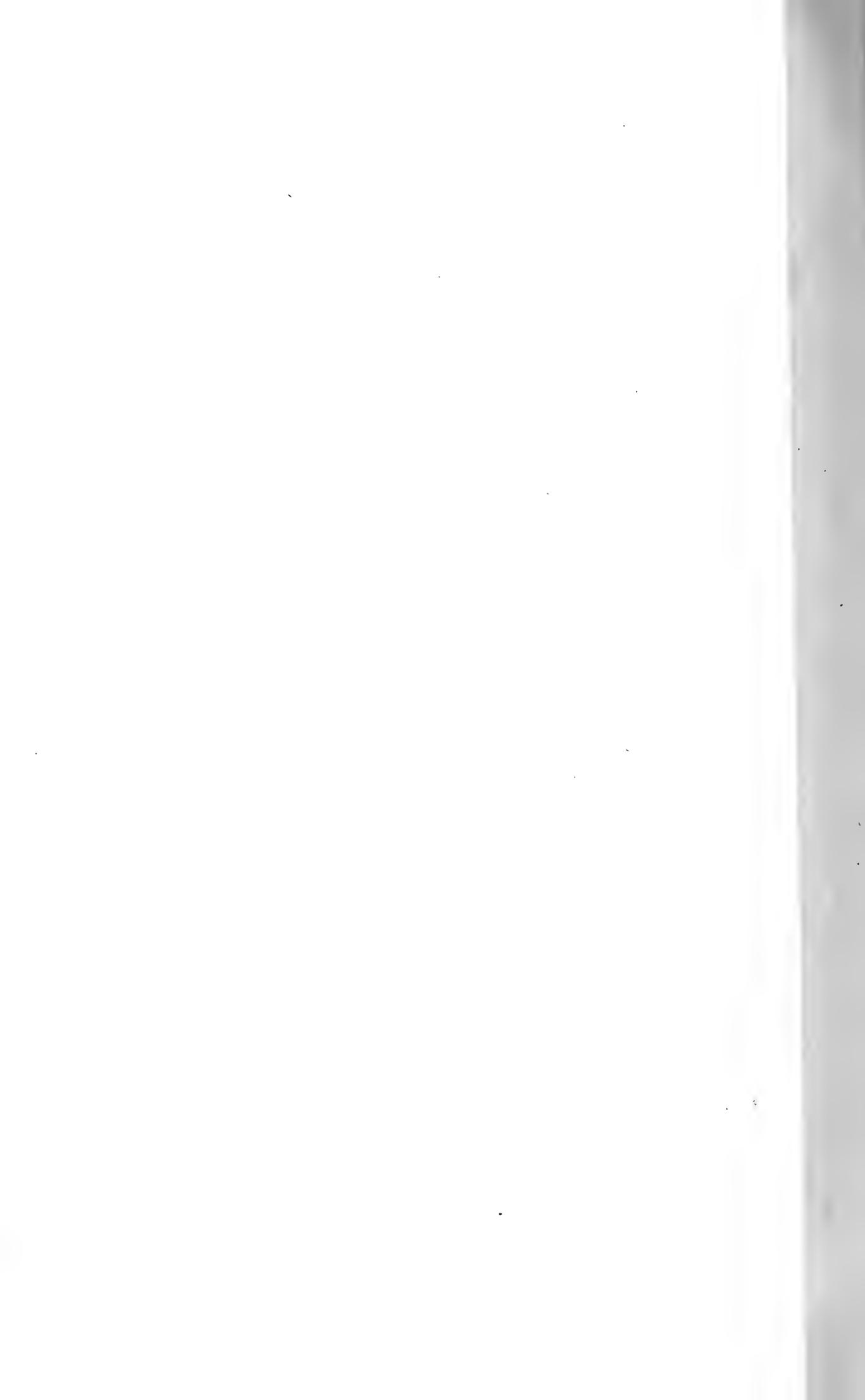


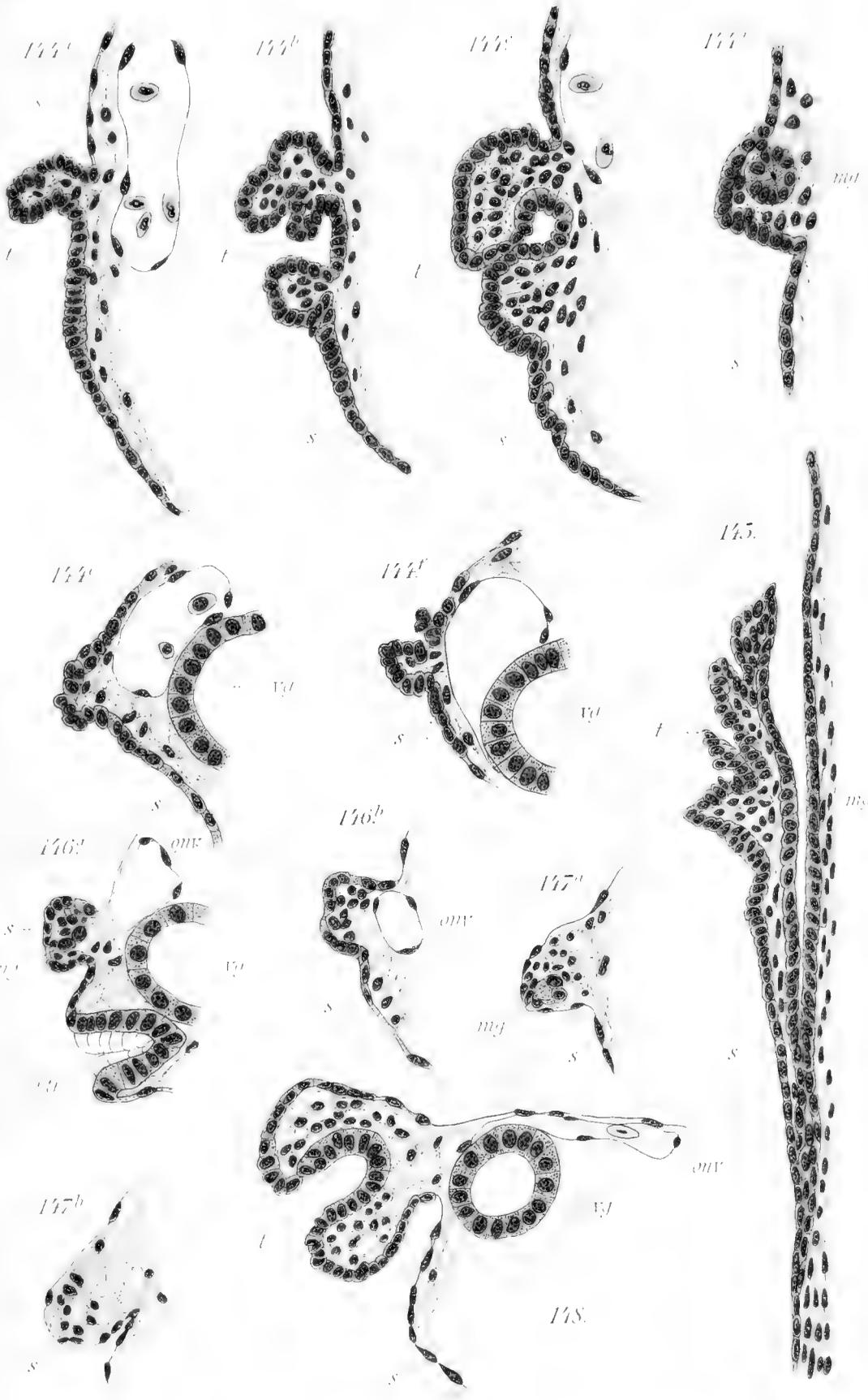


Handwritten text, possibly a date or page number, located in the top left corner.





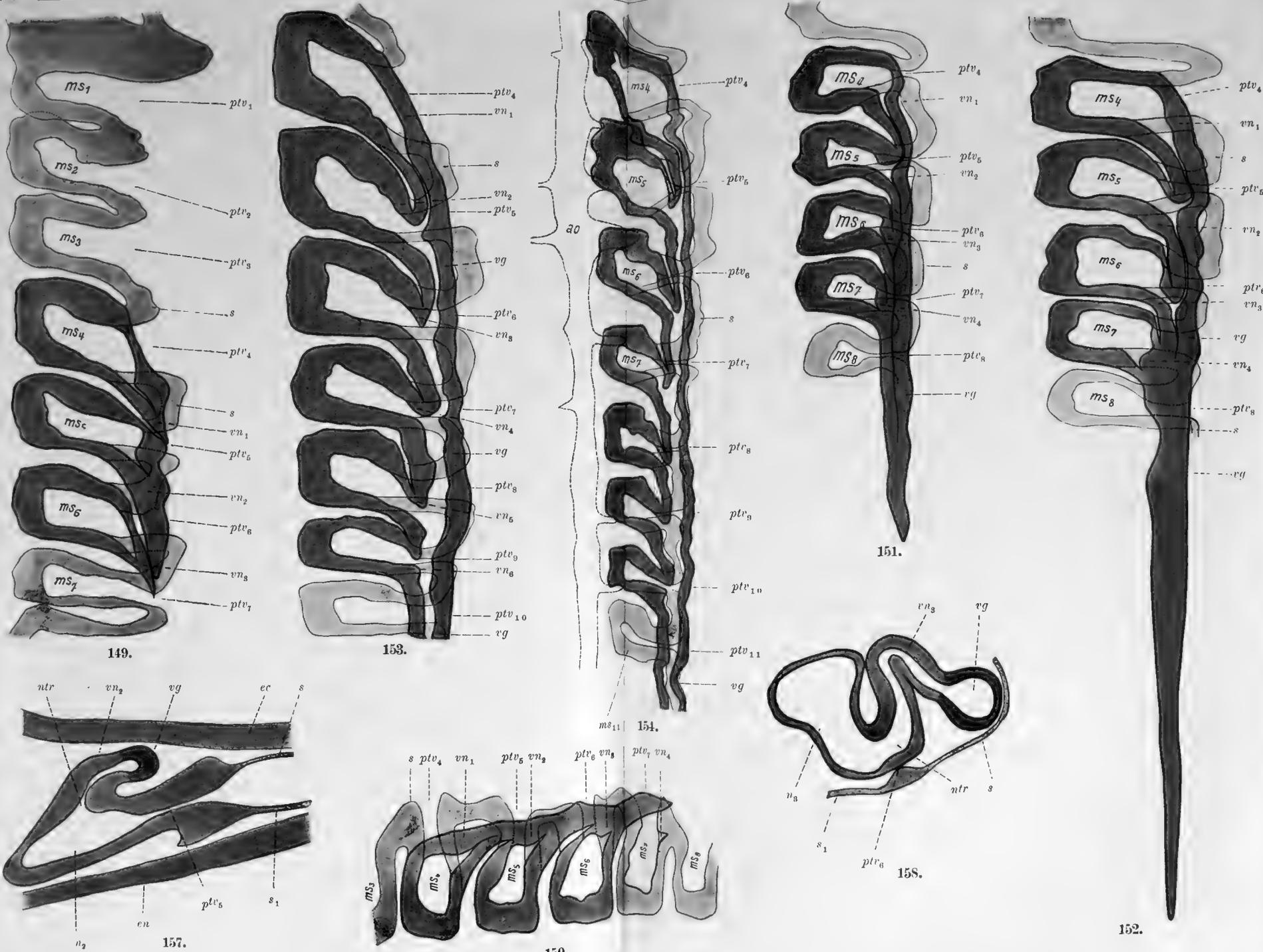




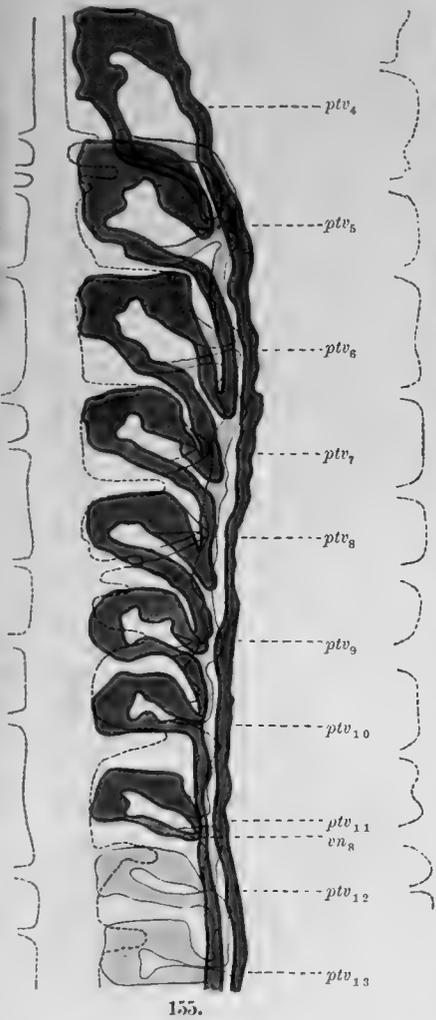




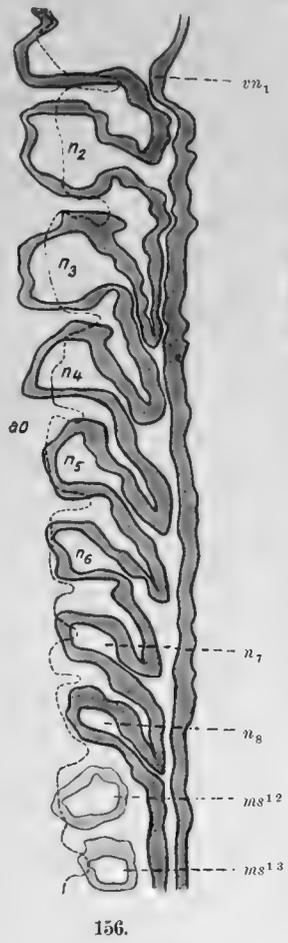




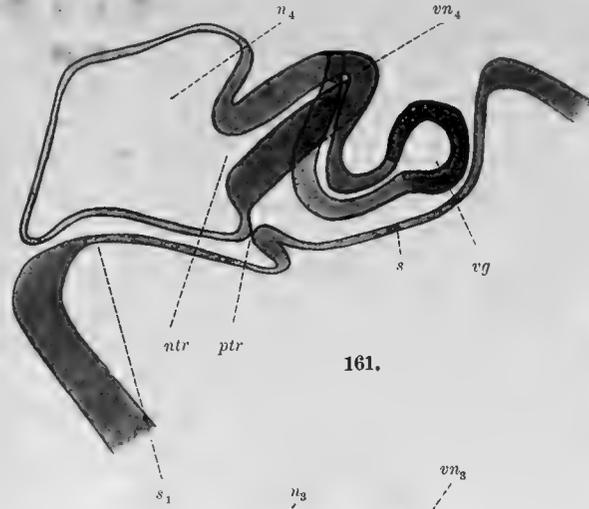




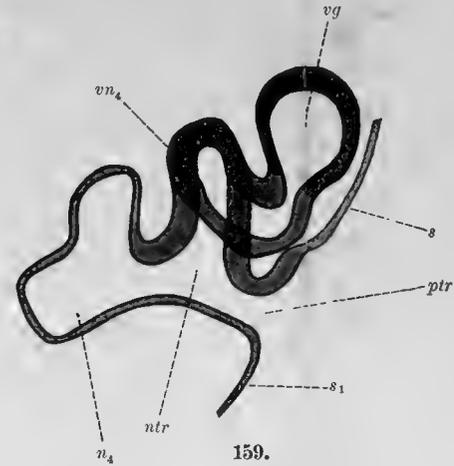
155.



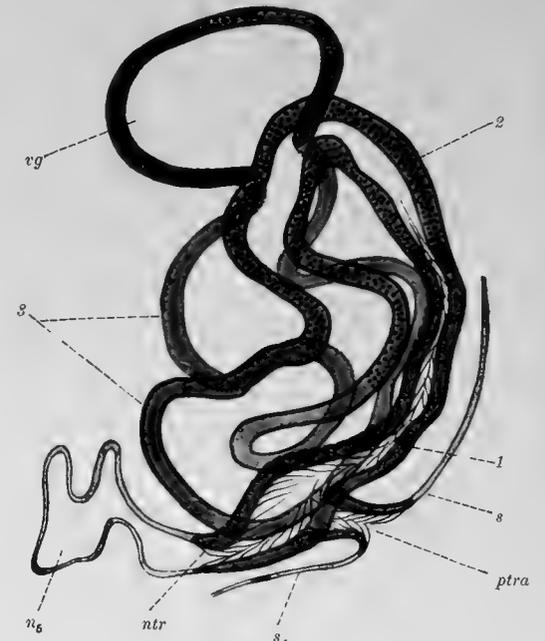
156.



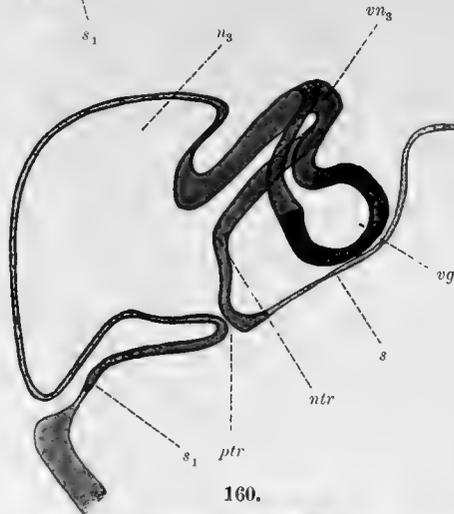
161.



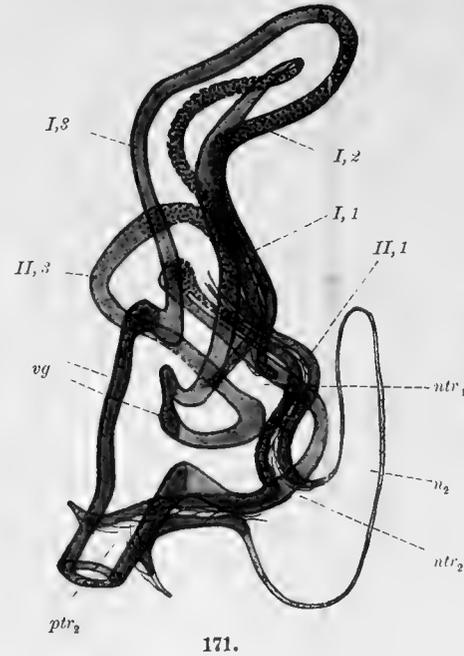
159.



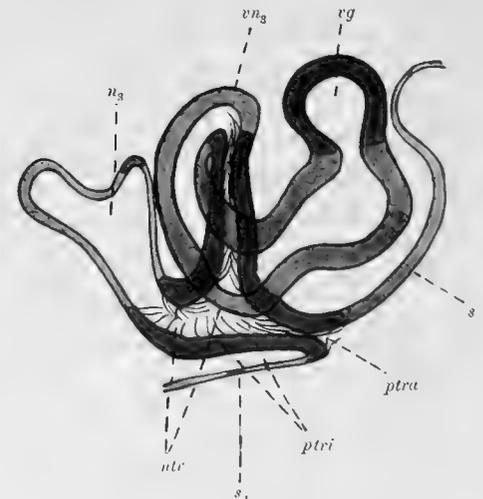
169.



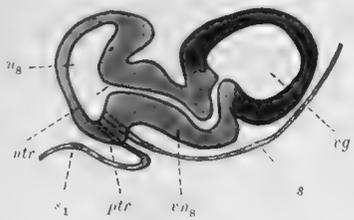
160.



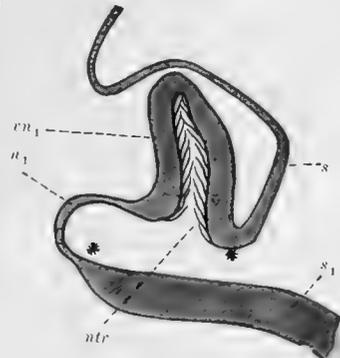
171.



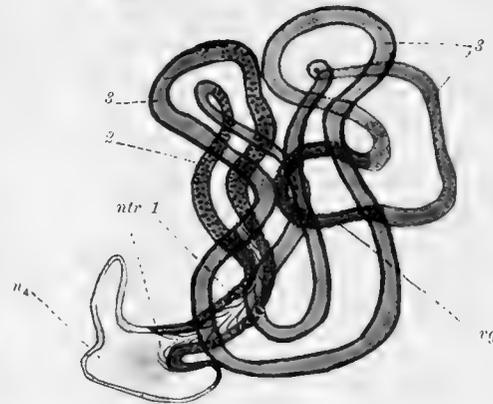
163.



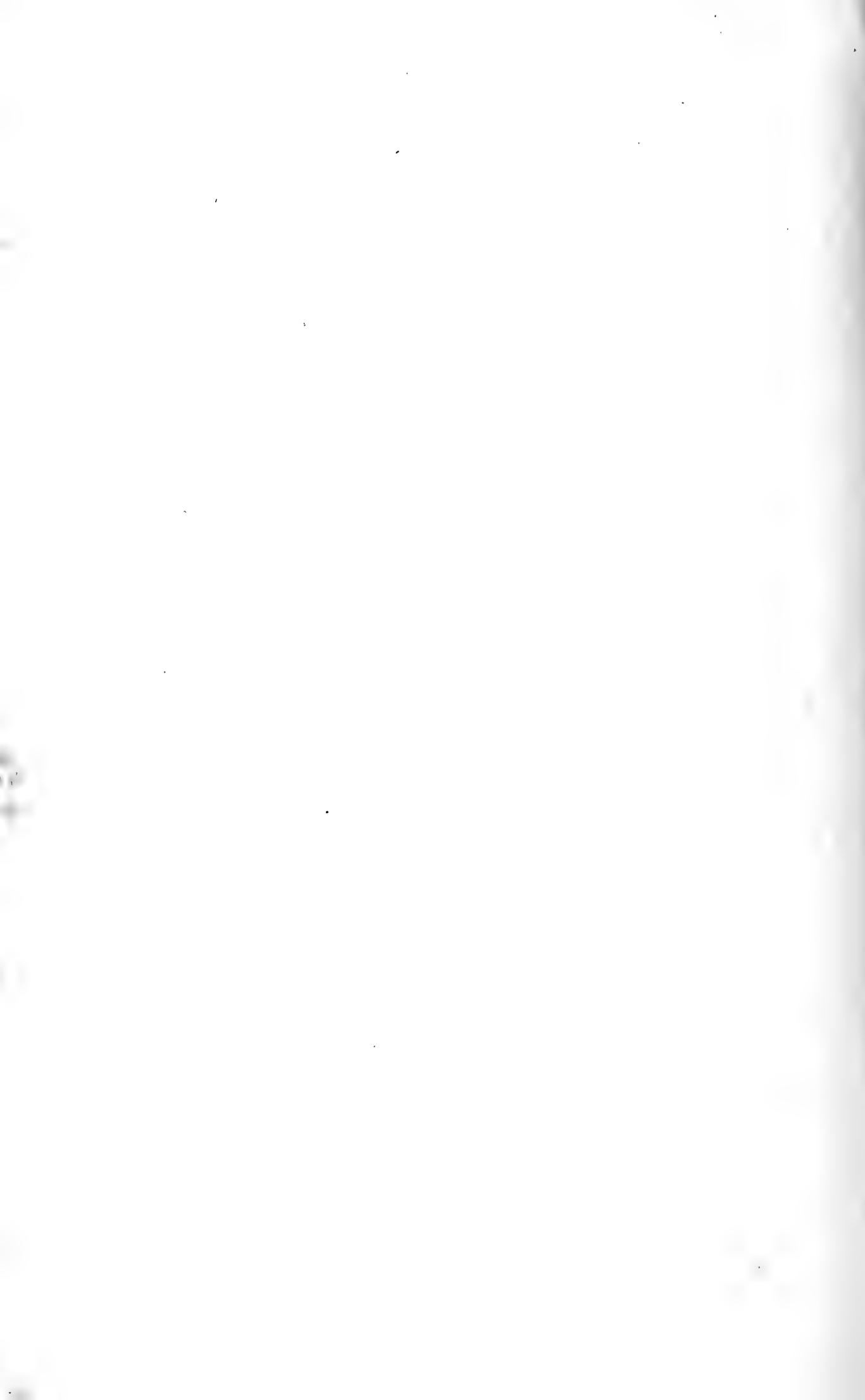
162.

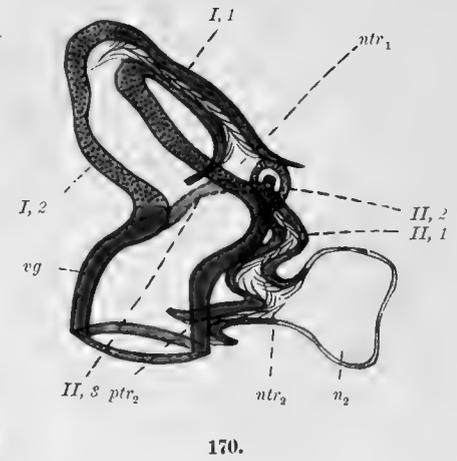
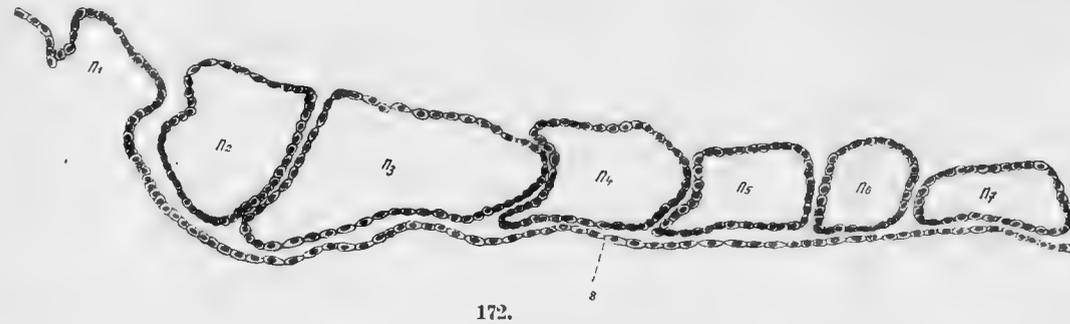
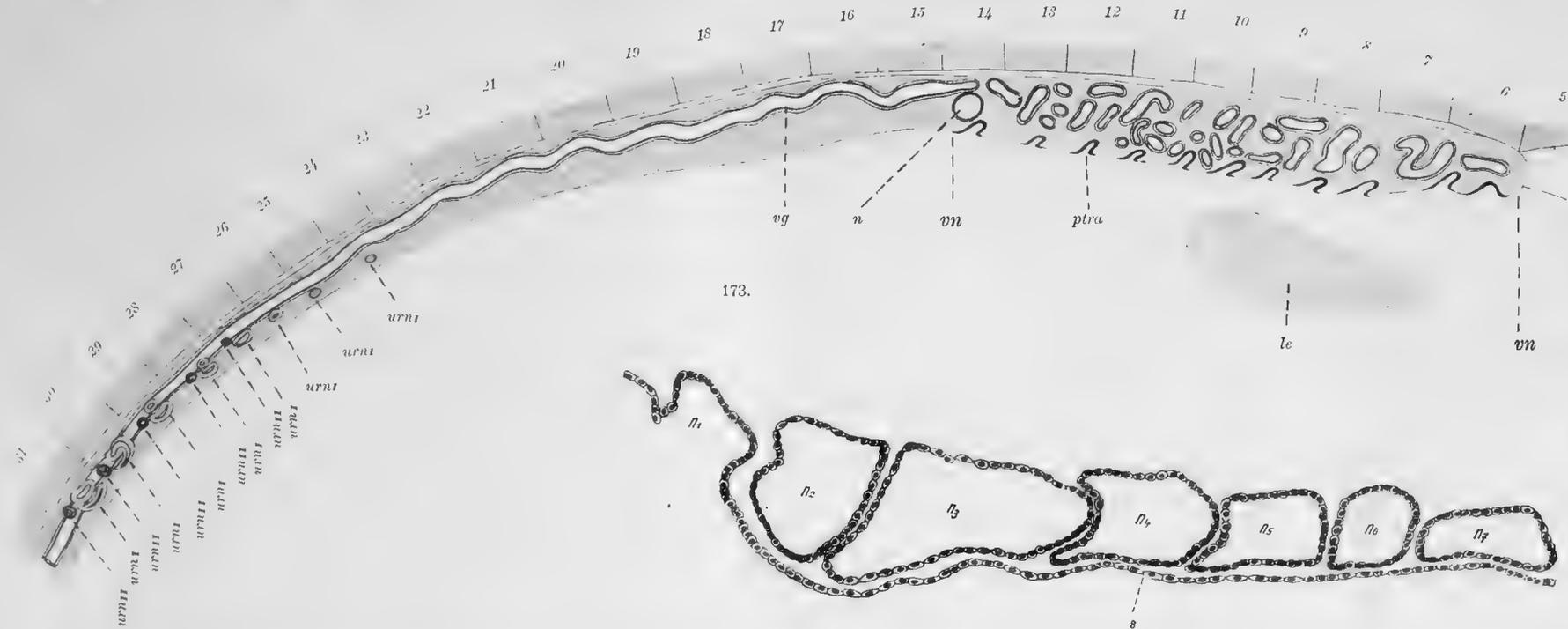
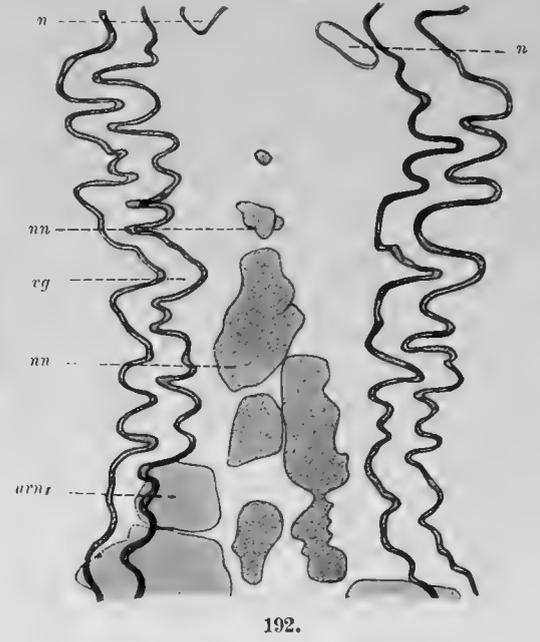
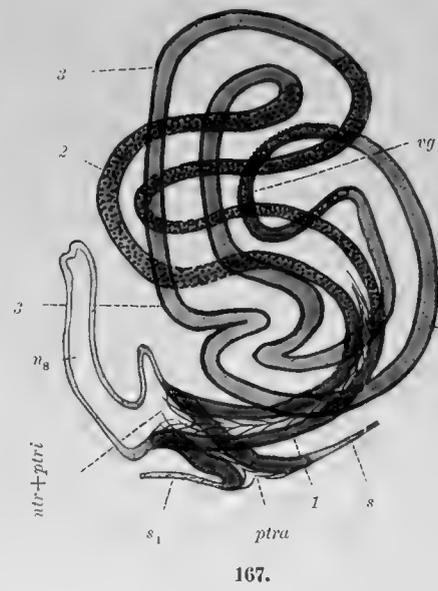
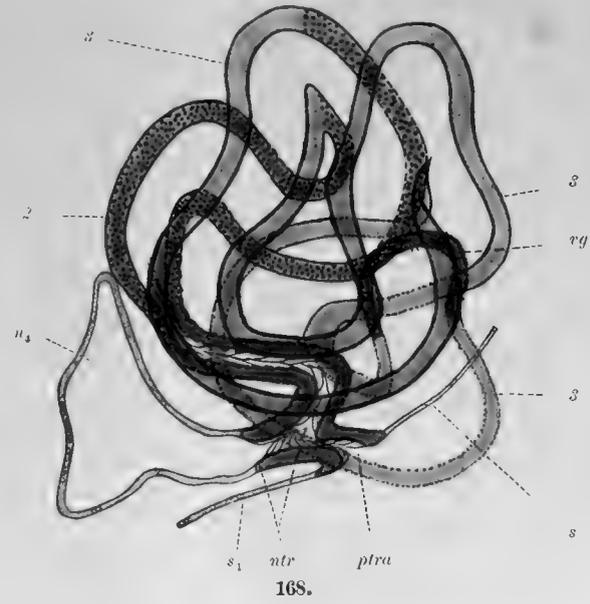


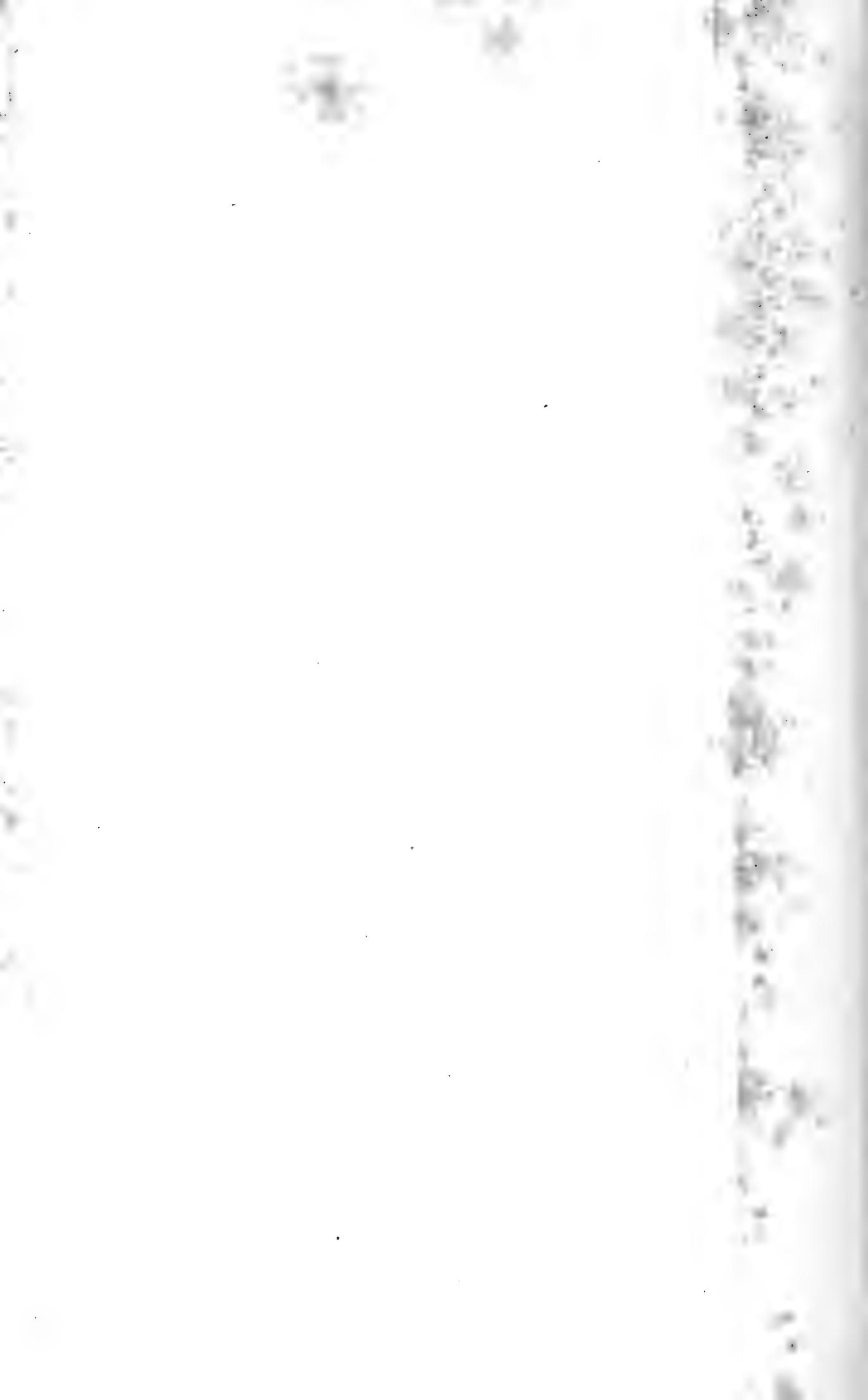
164.



166.





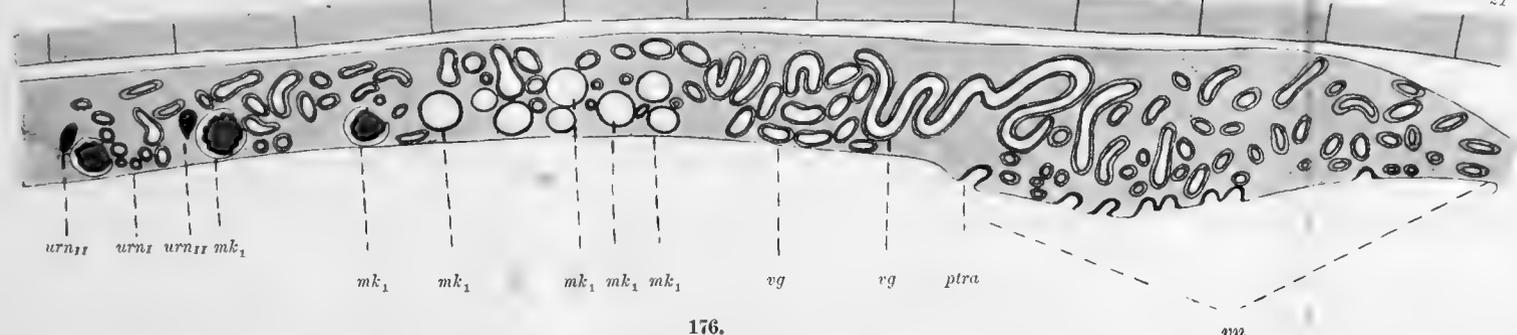




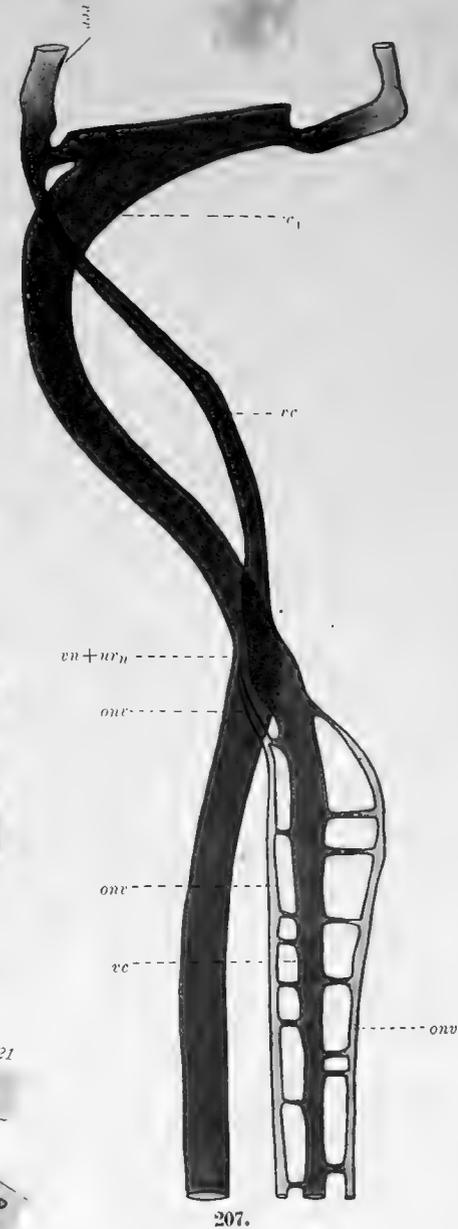
175.



174.

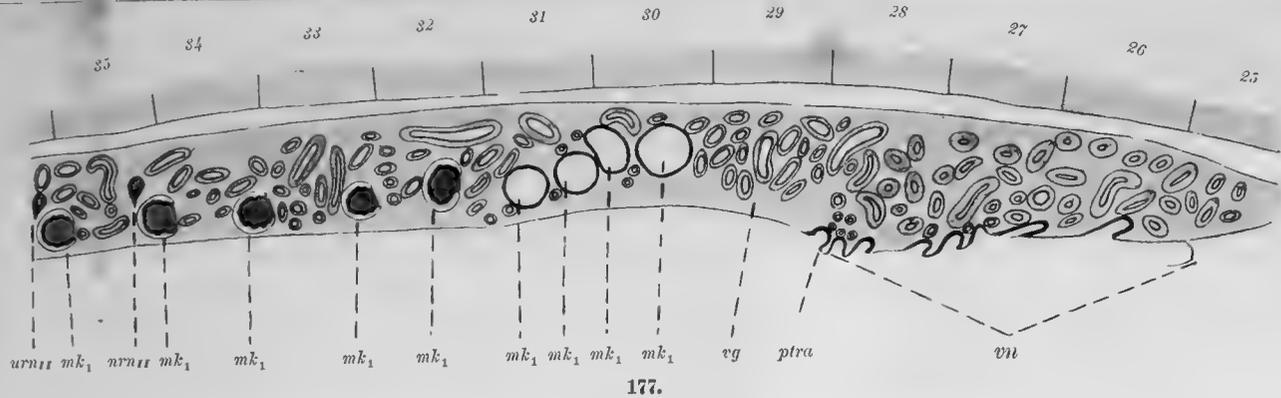


176.

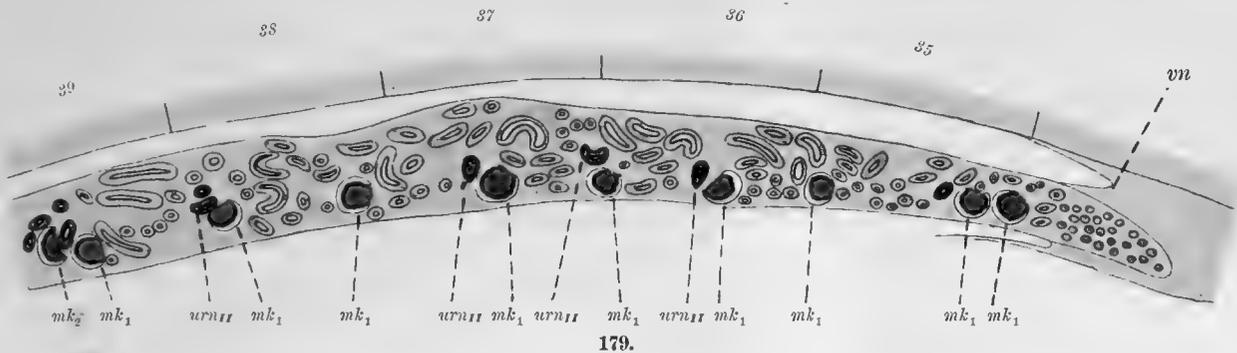


207.

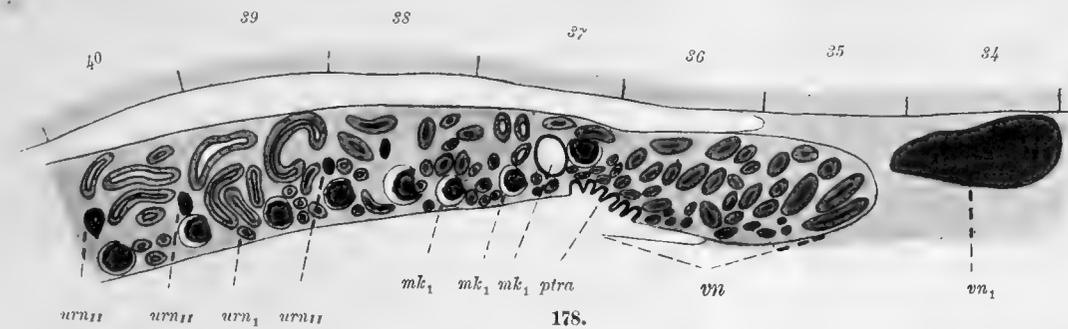




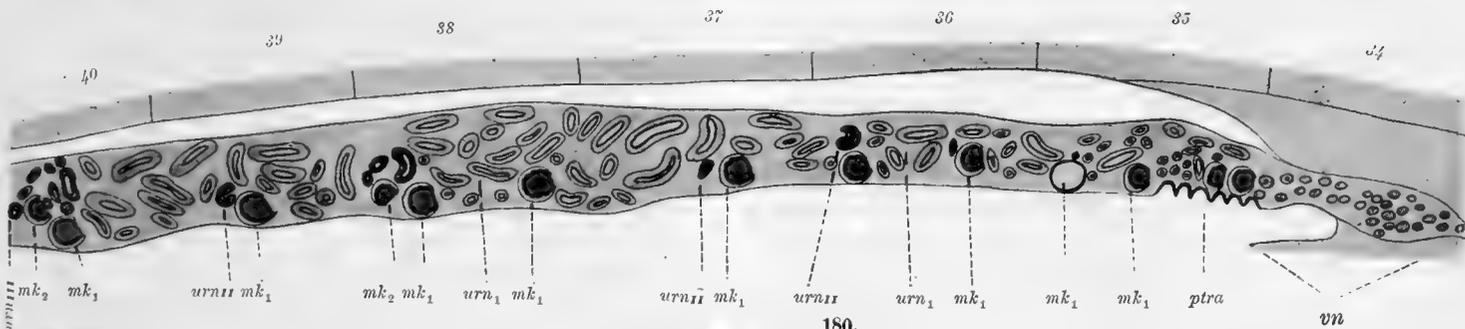
177.



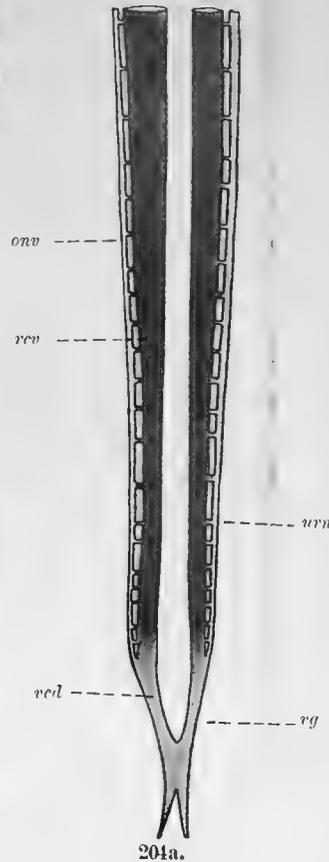
179.



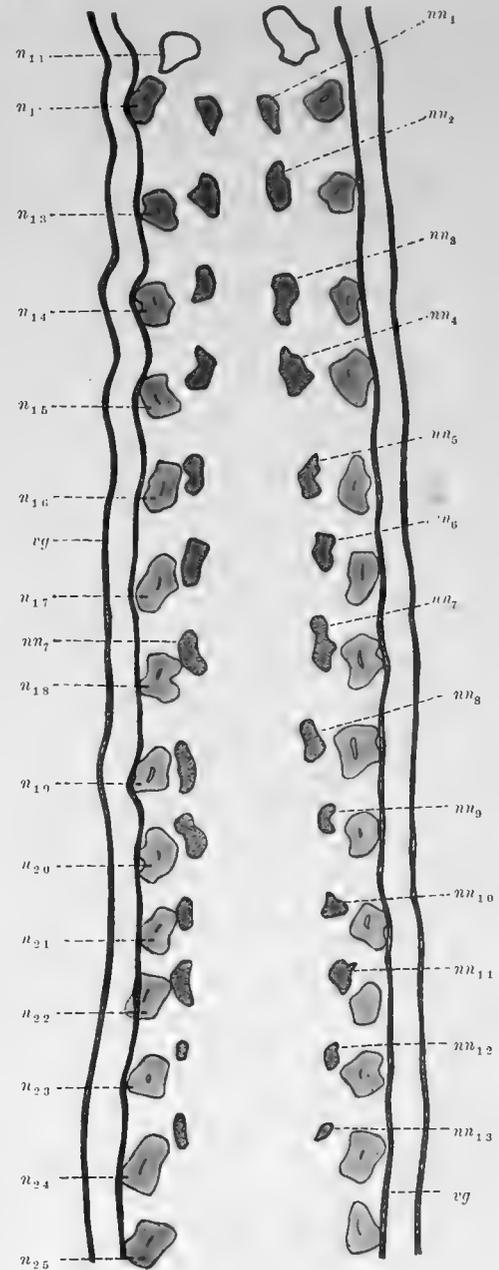
178.



180.

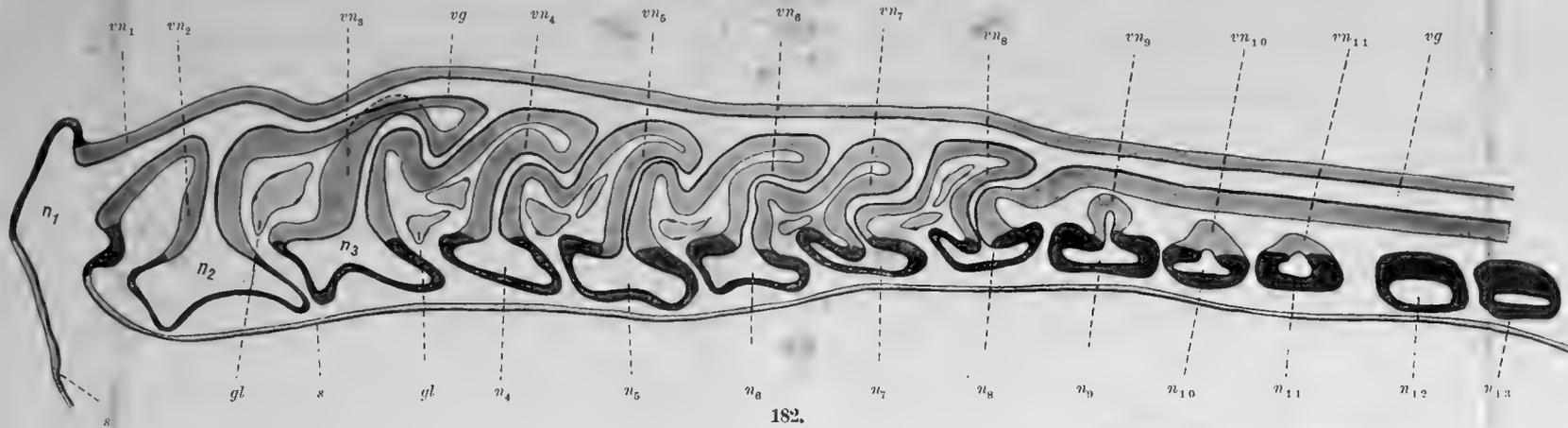


201a.

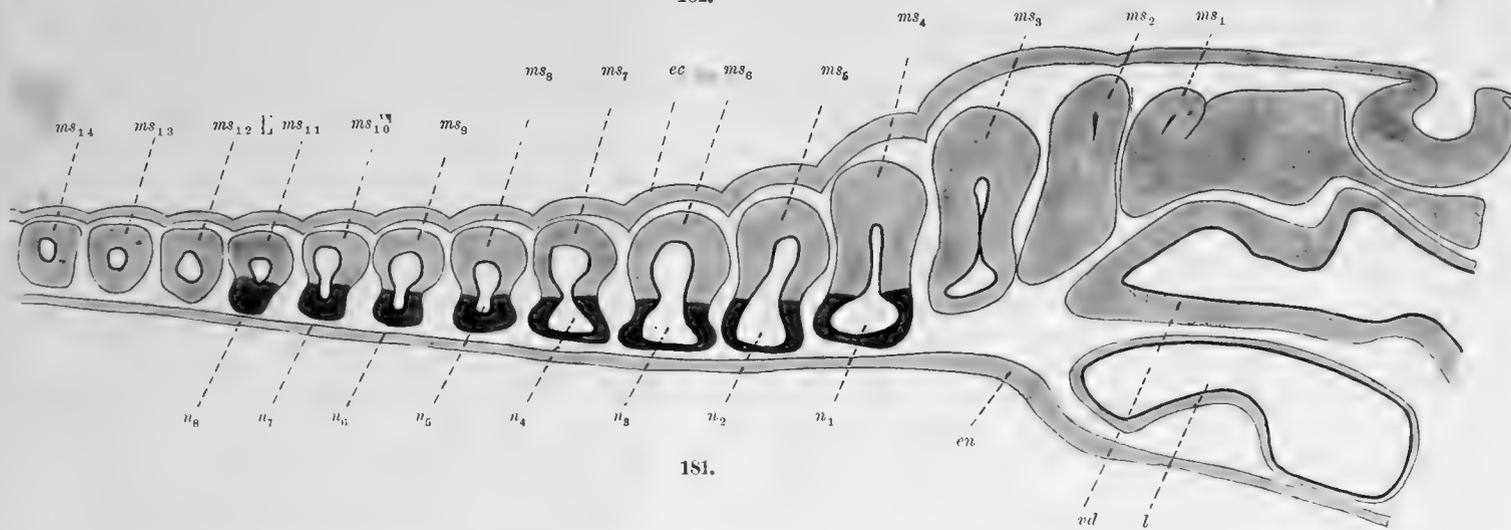


186.

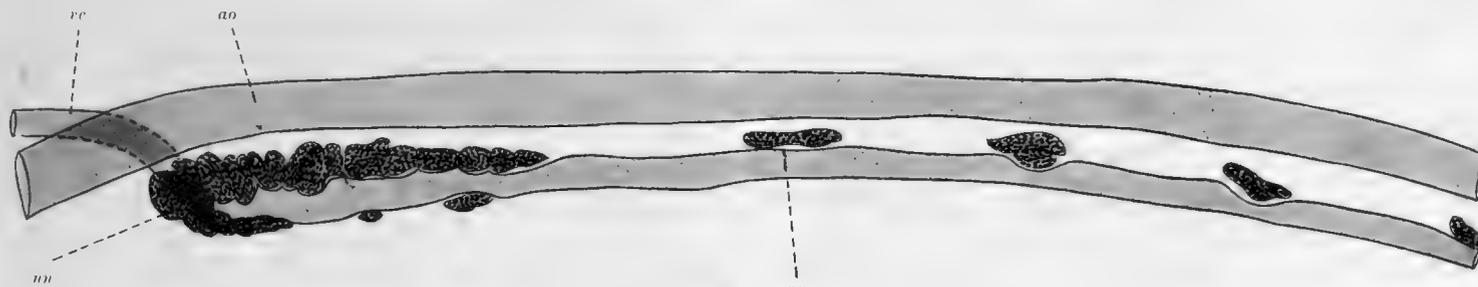




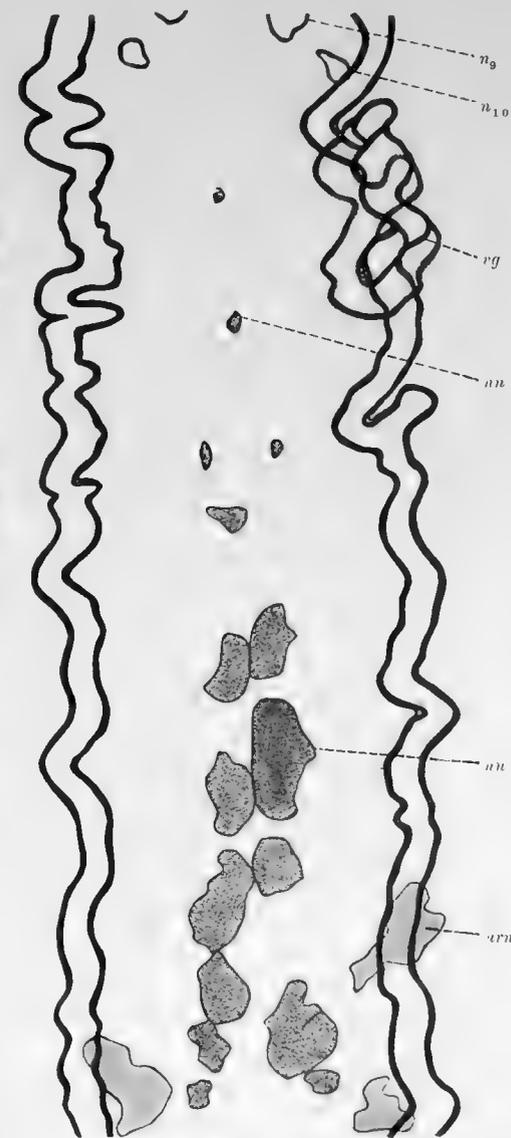
182.



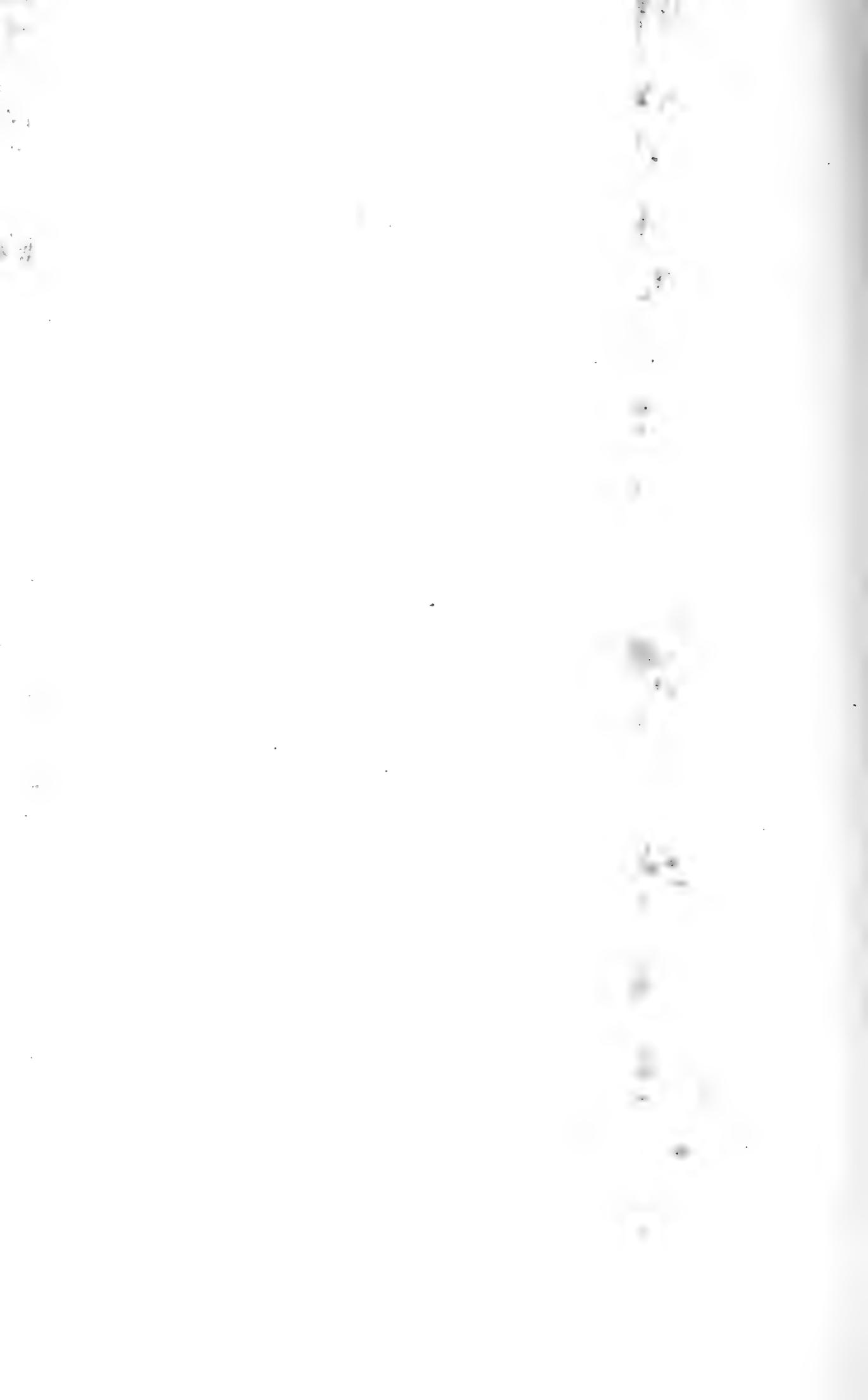
181.

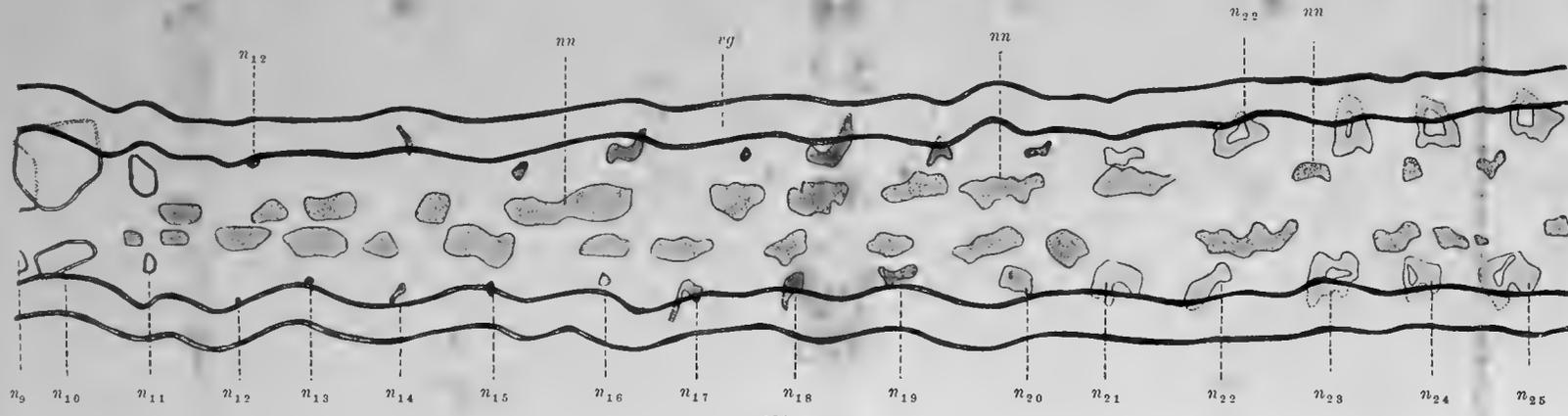


185.

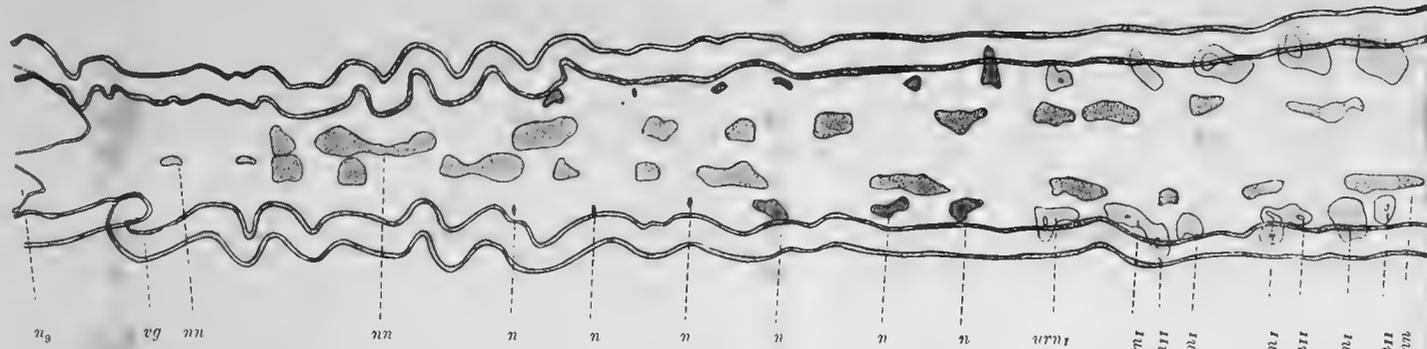


191.

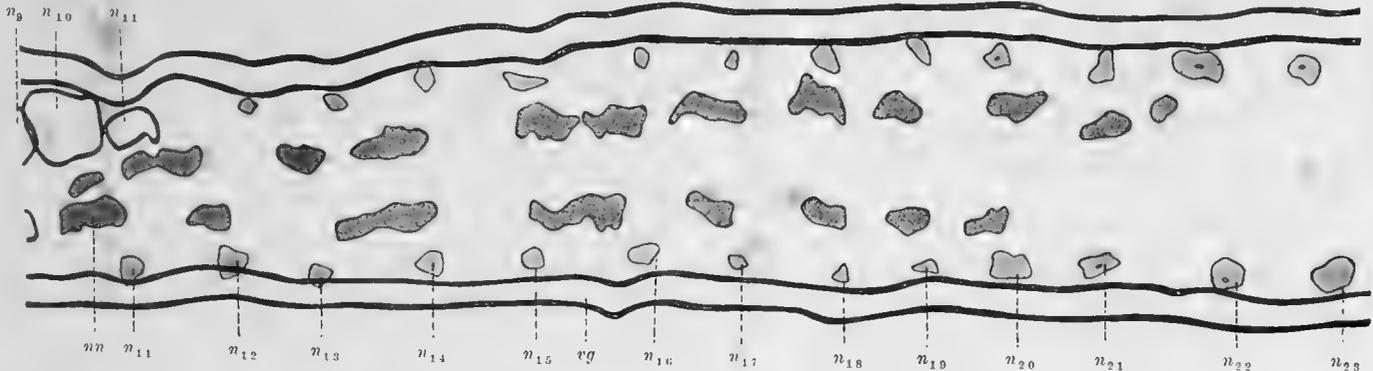




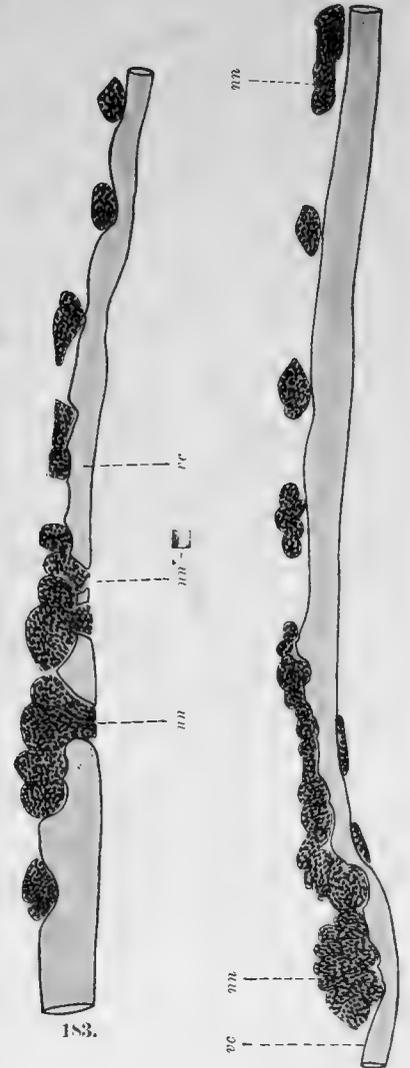
188.



189.



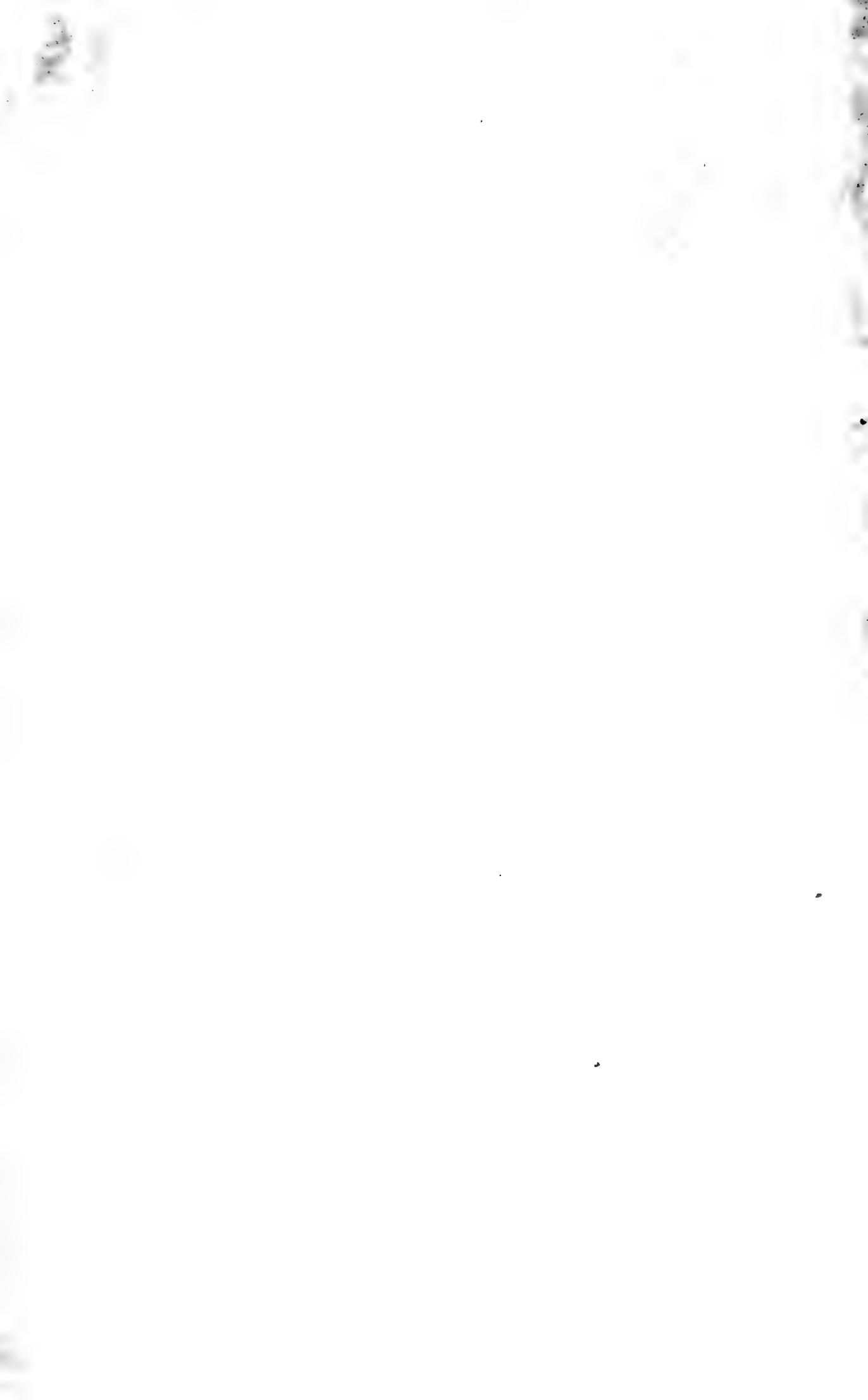
187.



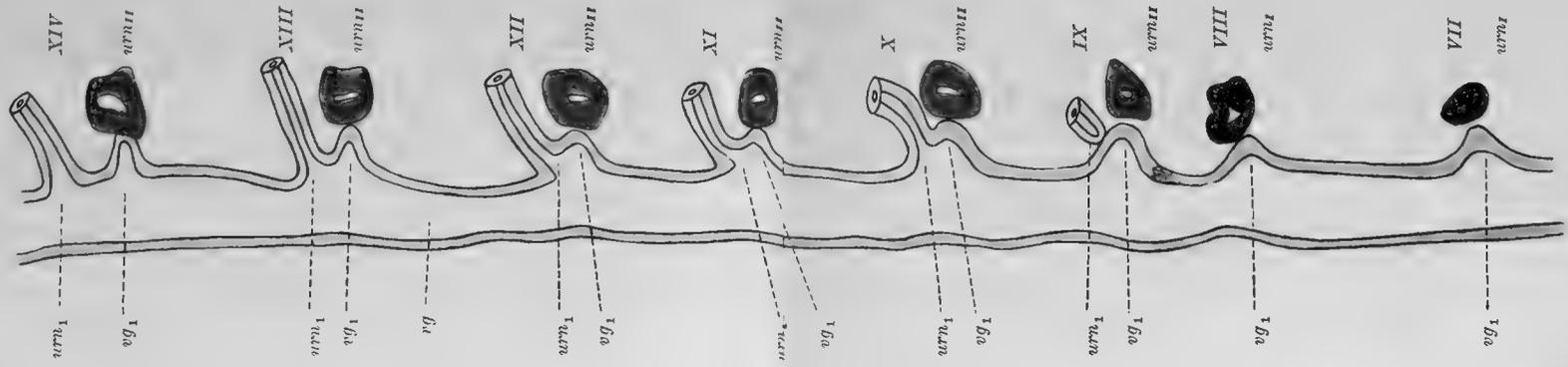
183.

184.

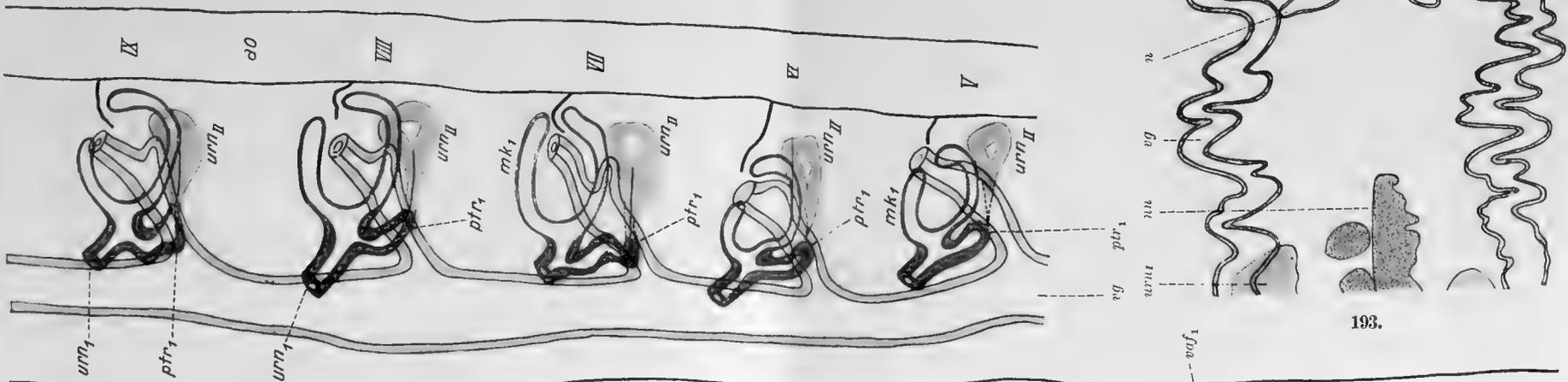




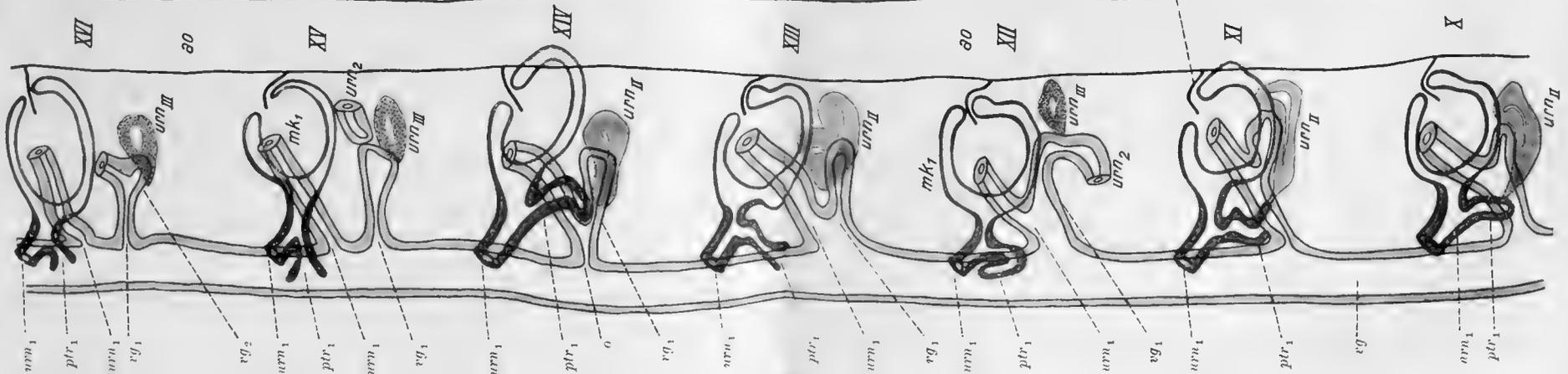




187.



188.

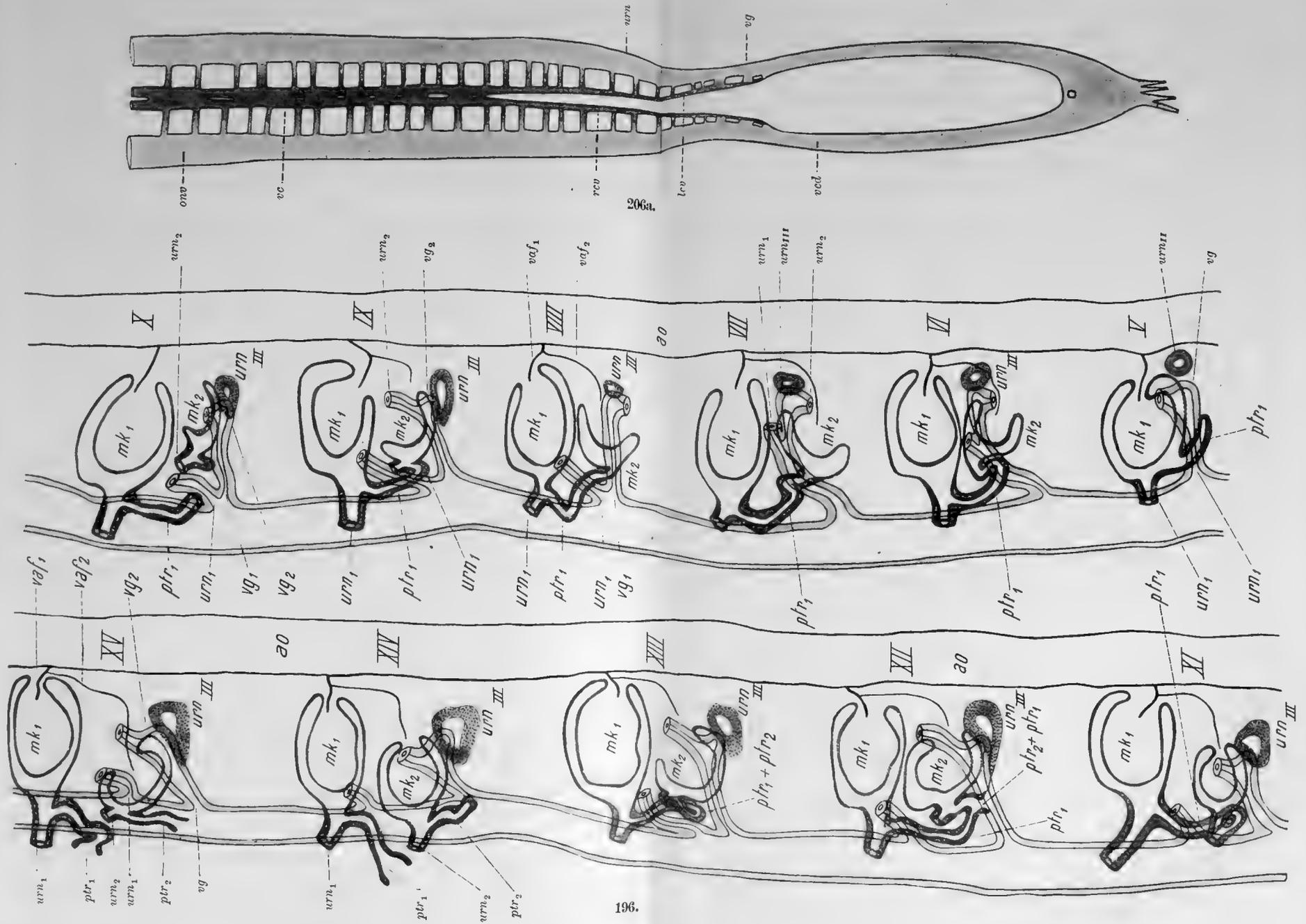


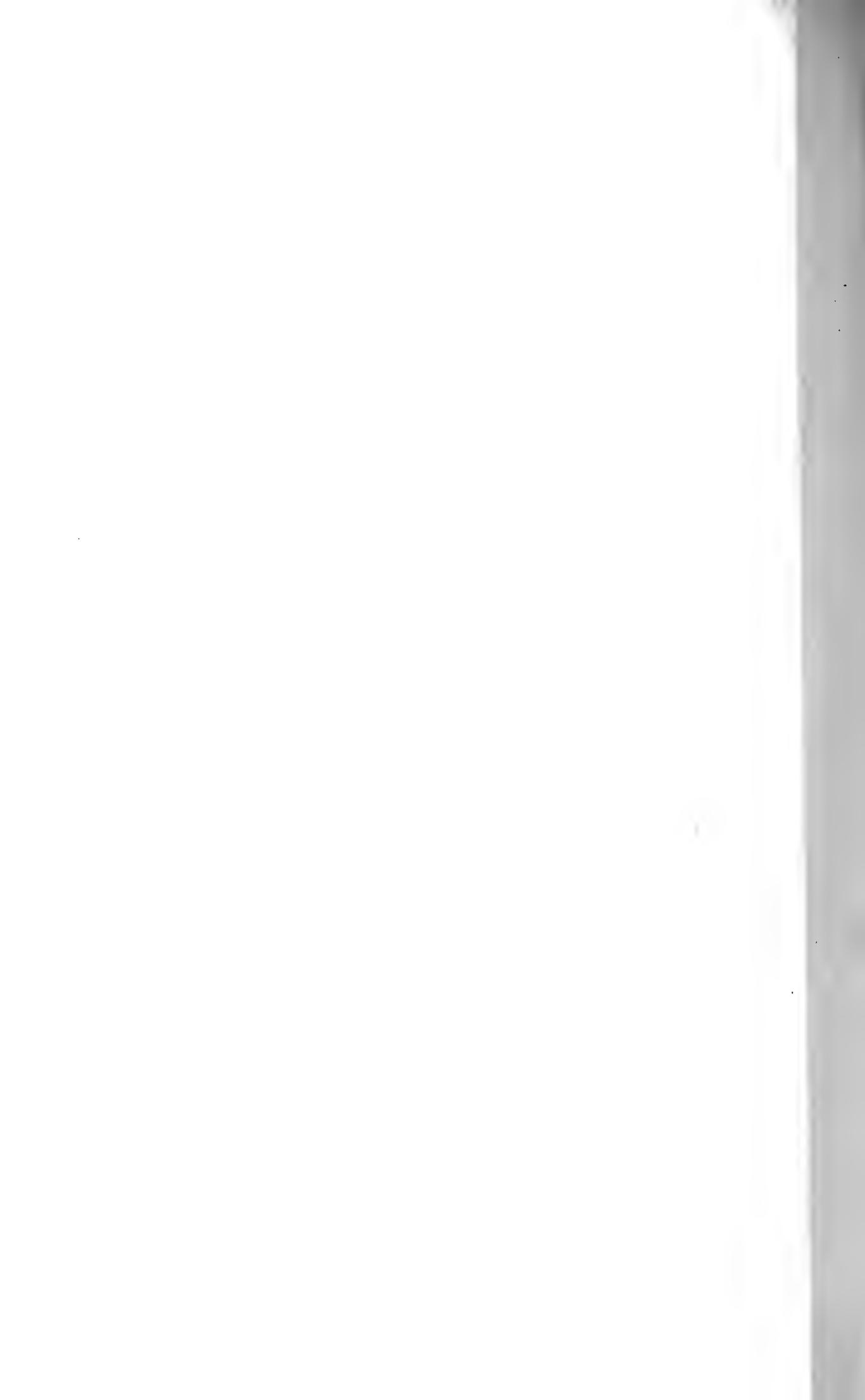
189.





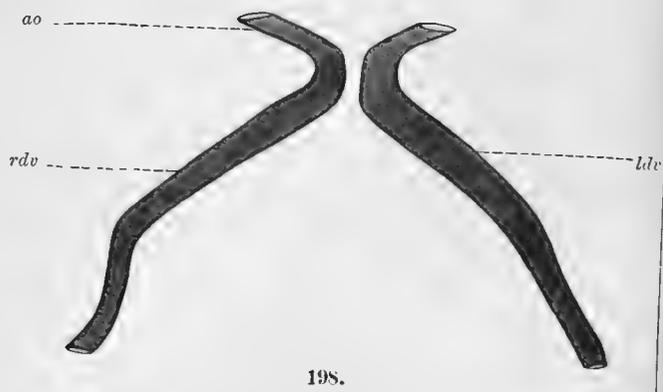
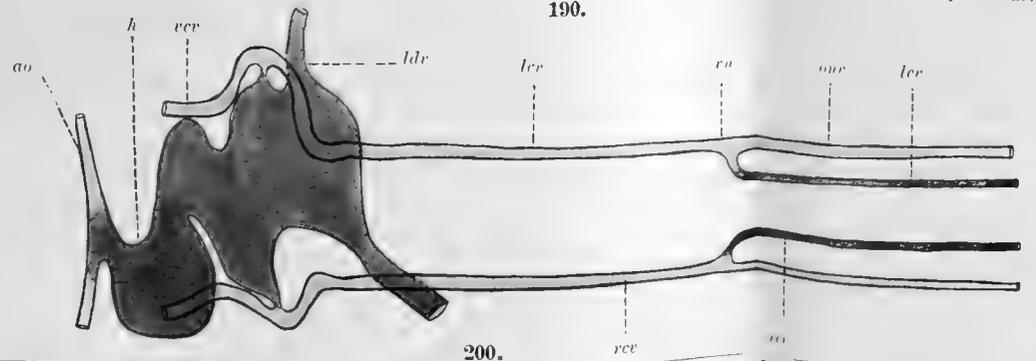
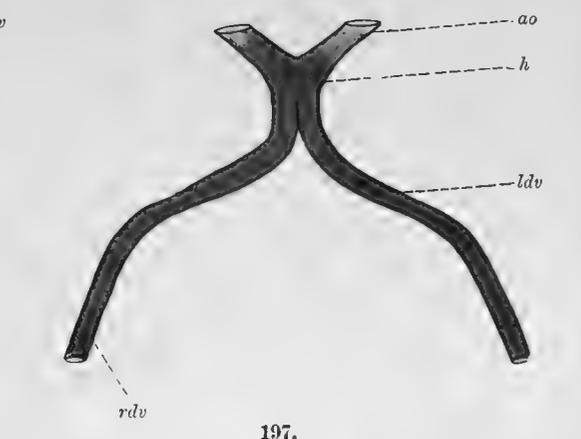
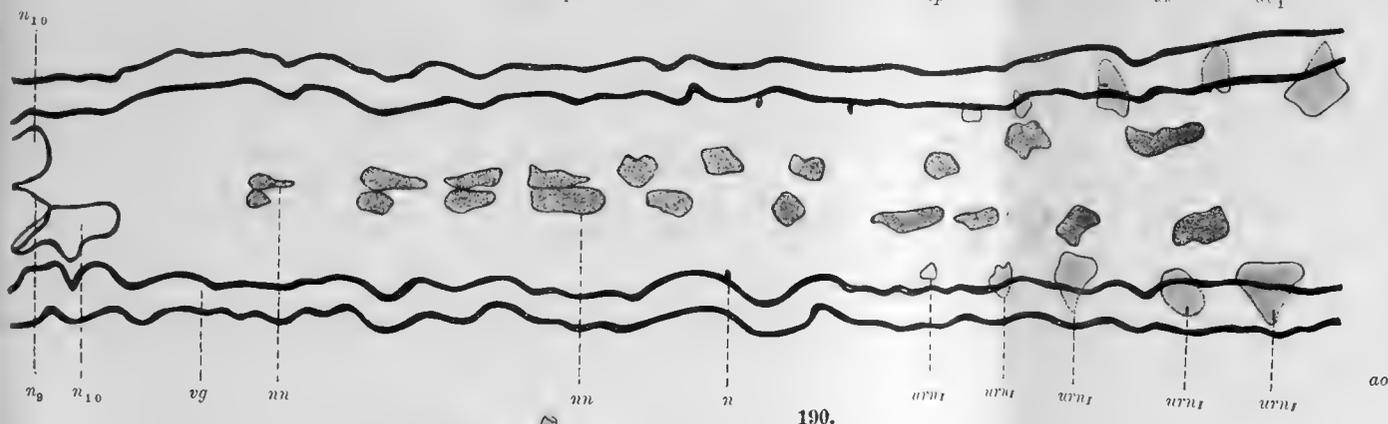
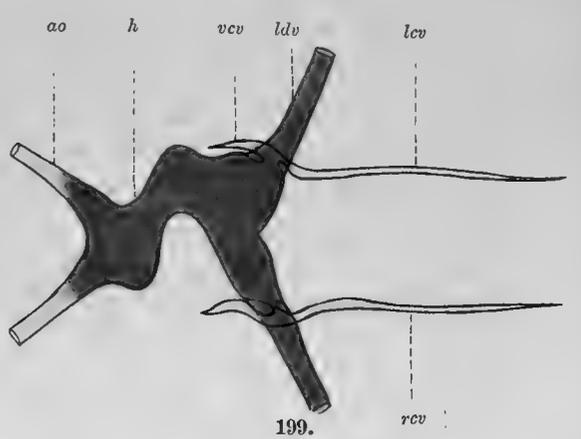
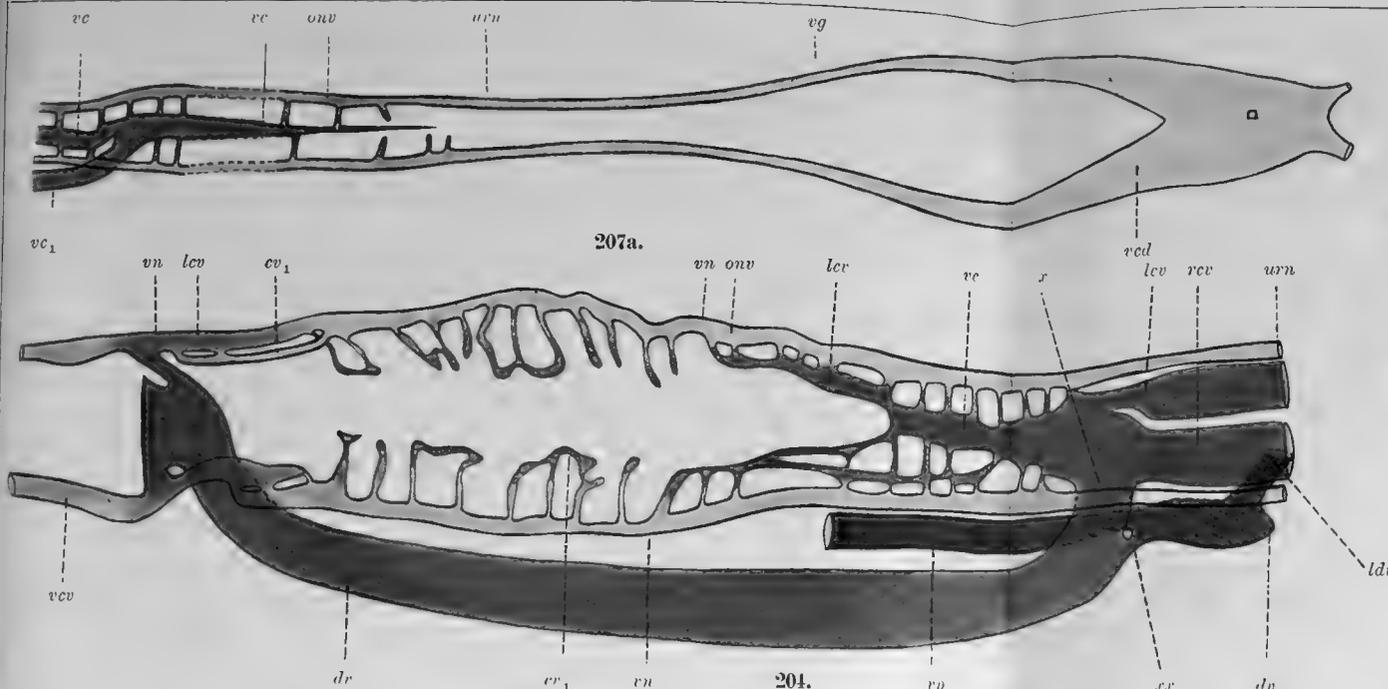












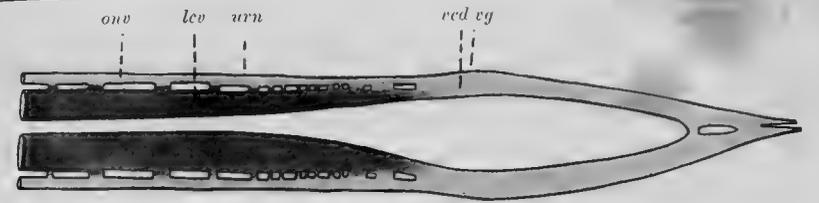




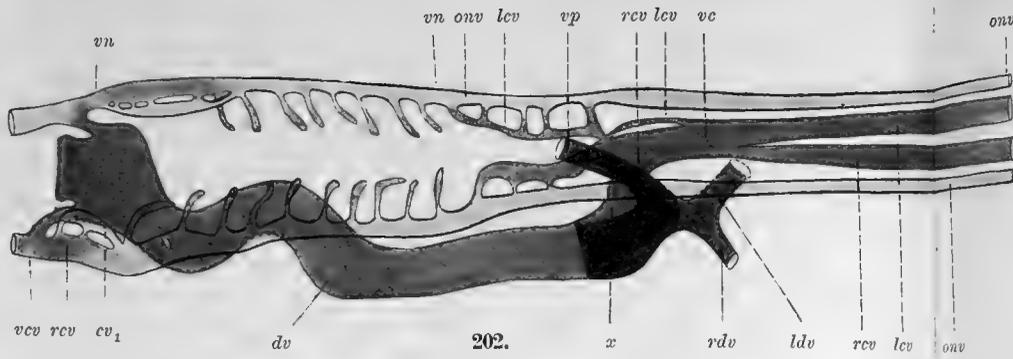




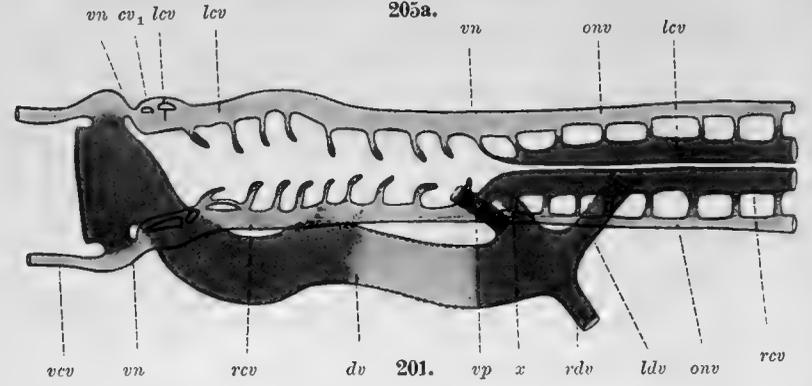
203.



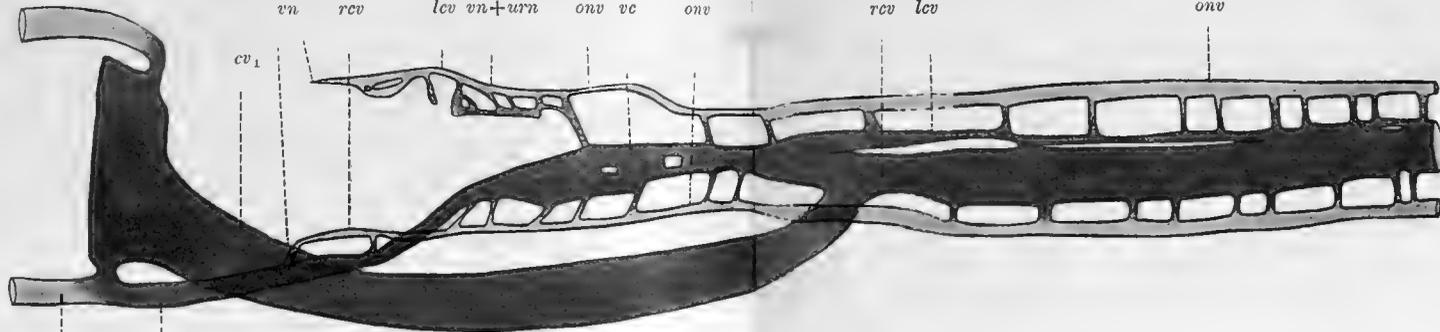
205a.



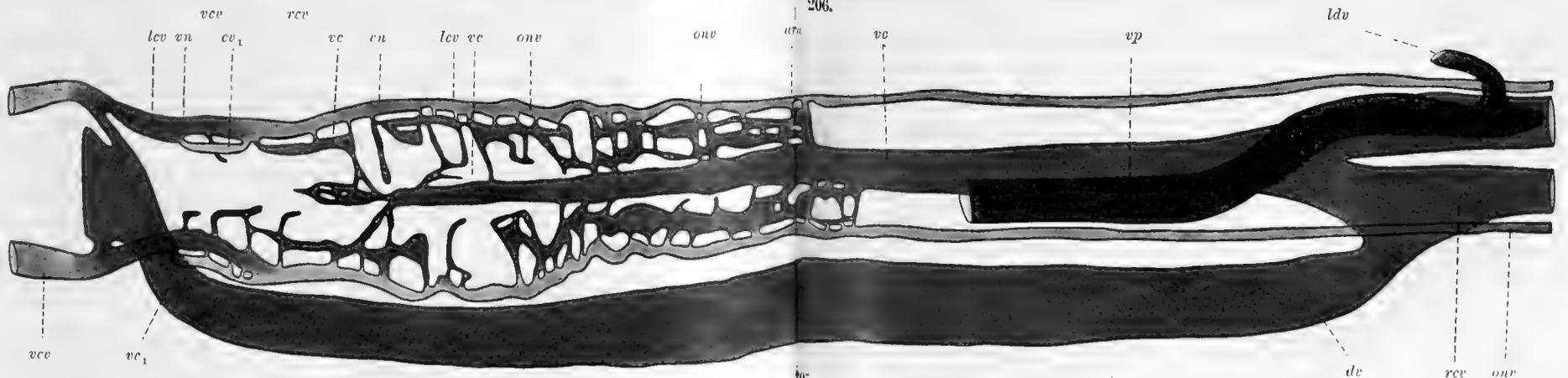
202.



201.



206.



205.













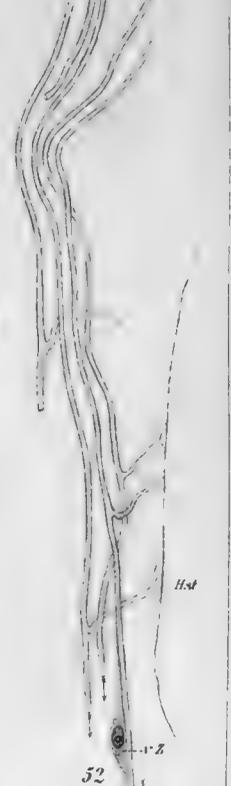
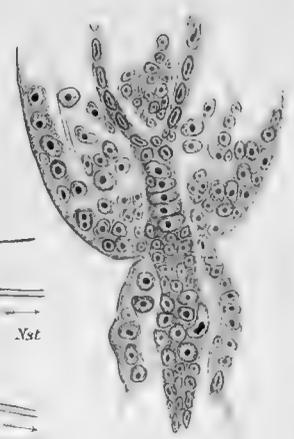
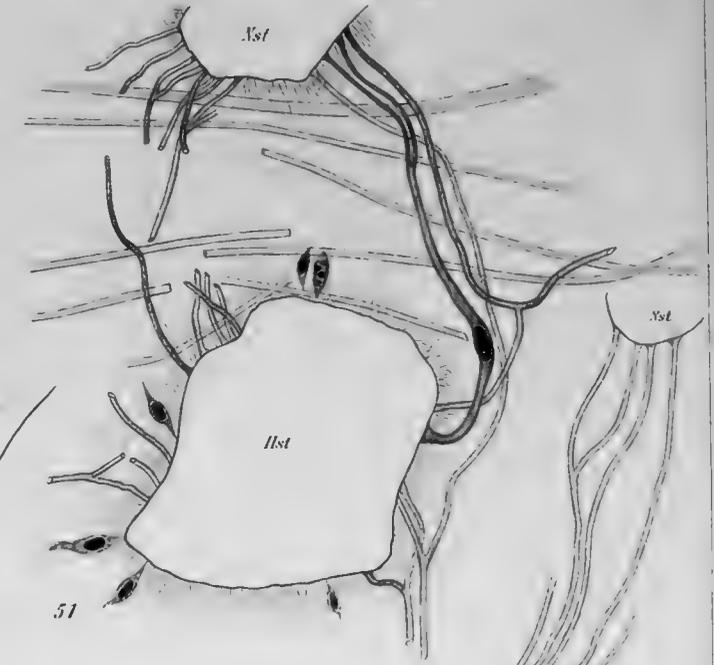
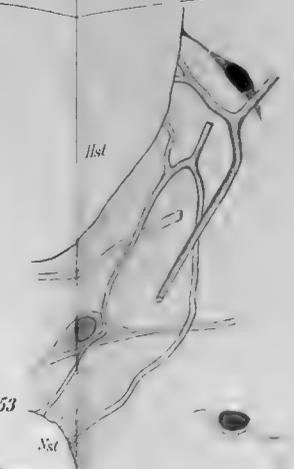
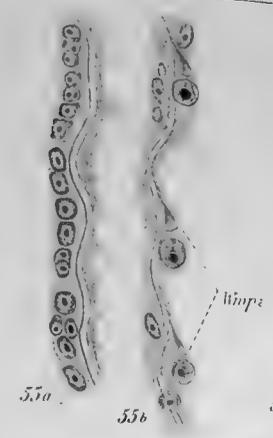
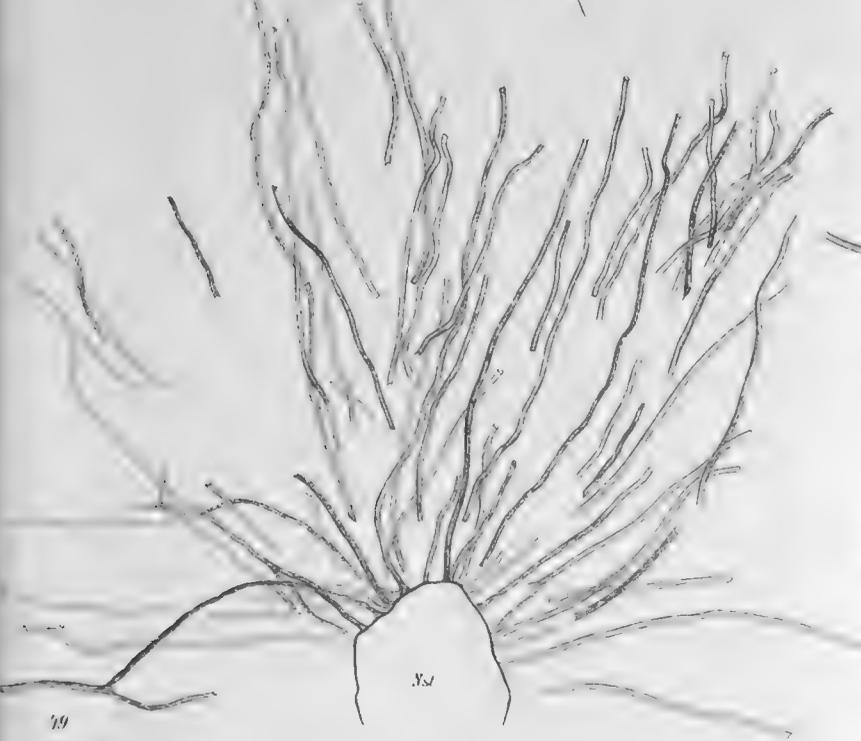
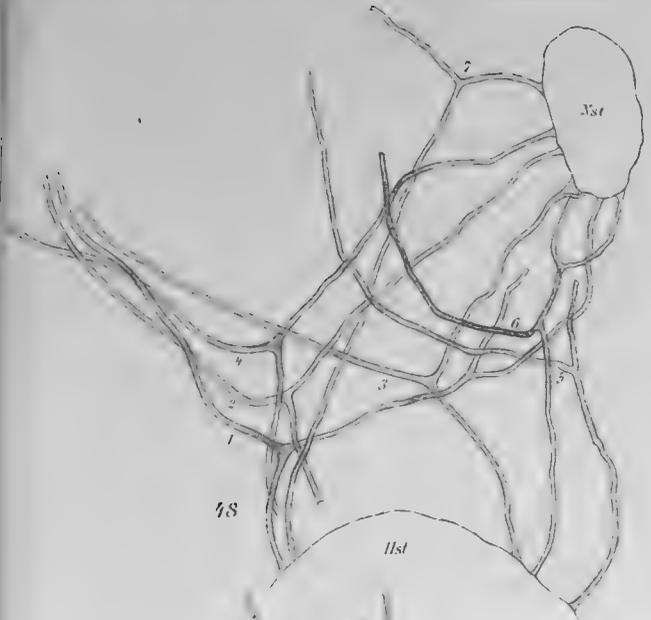




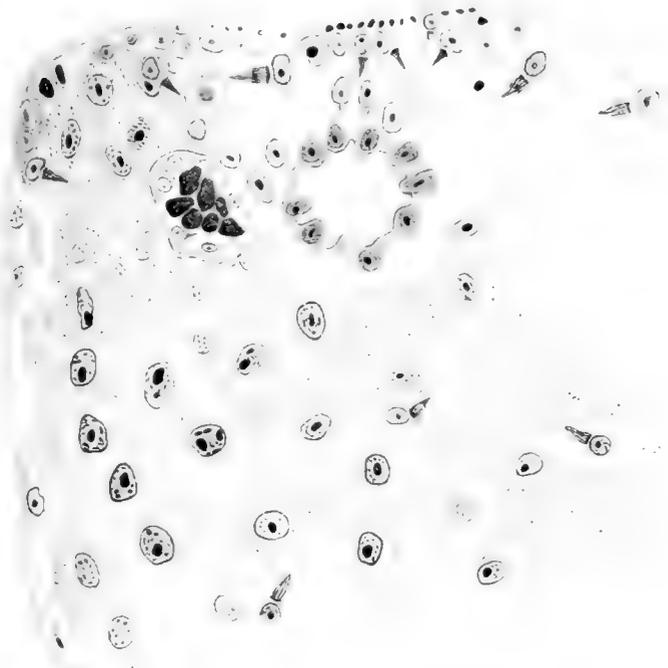




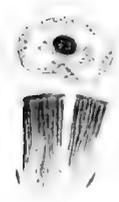








56



59



57



61



62



58



60



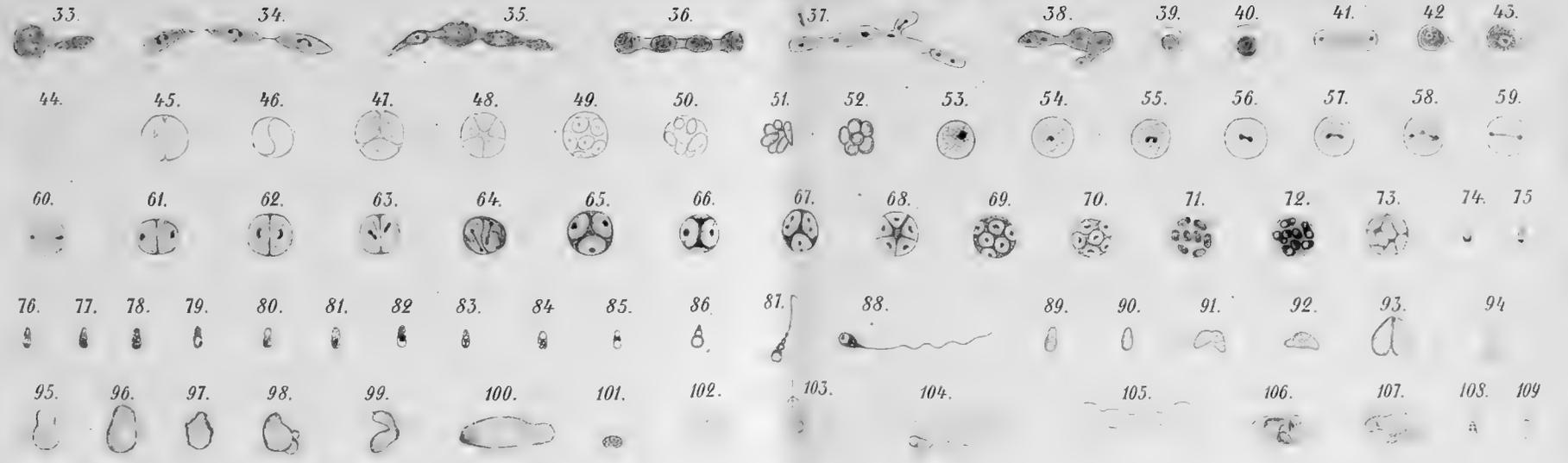
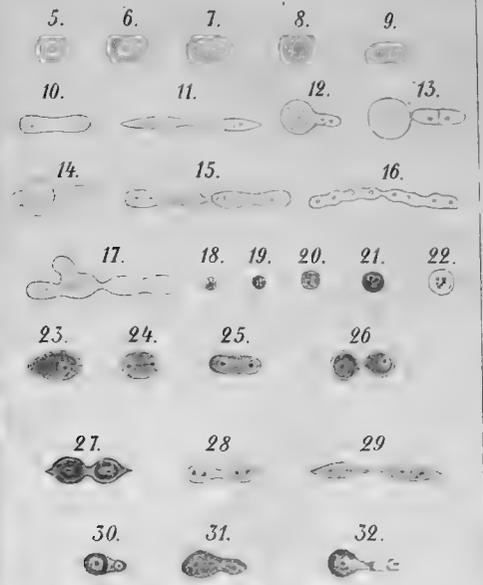


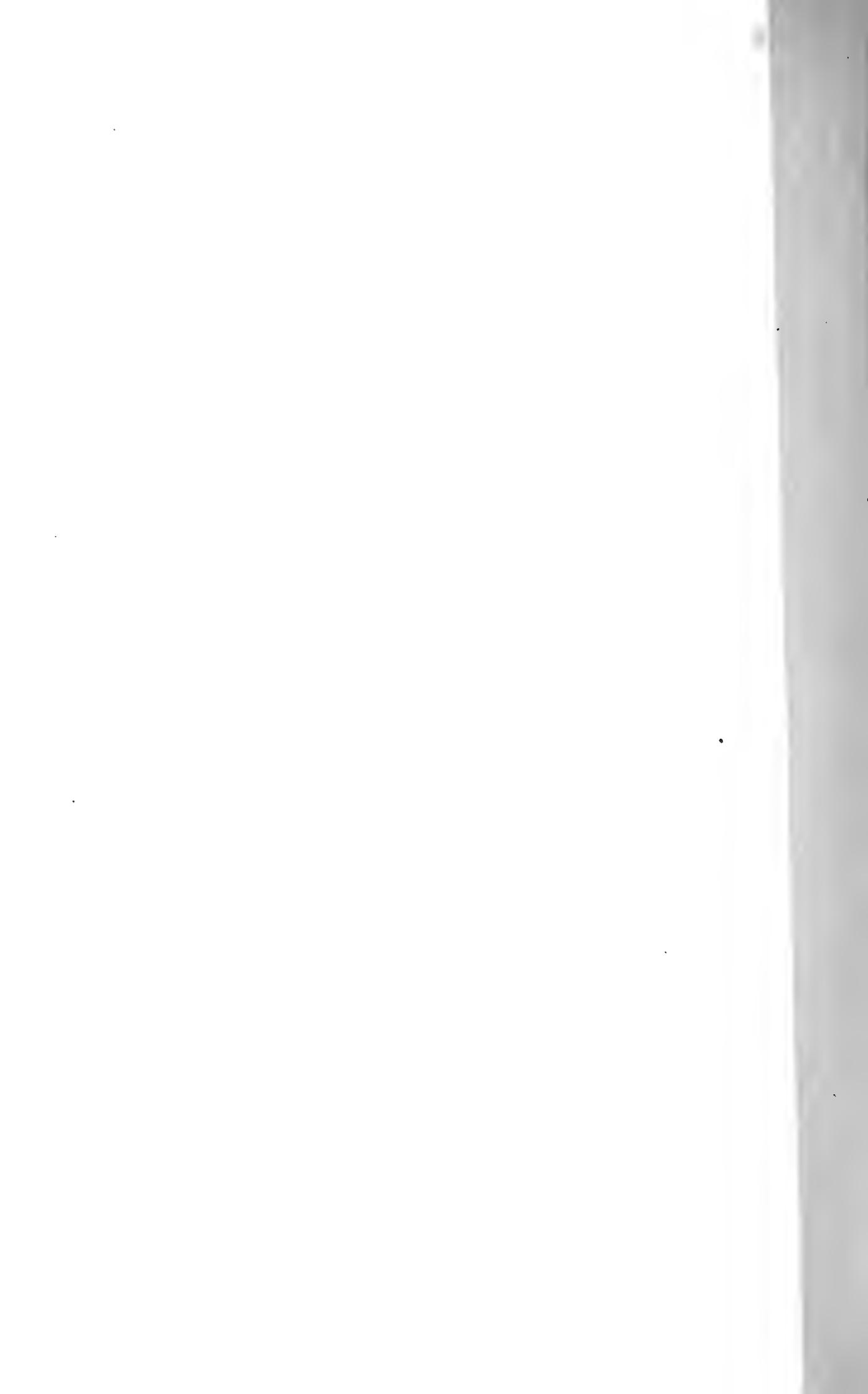




3. (20:1)

4. (180:1)

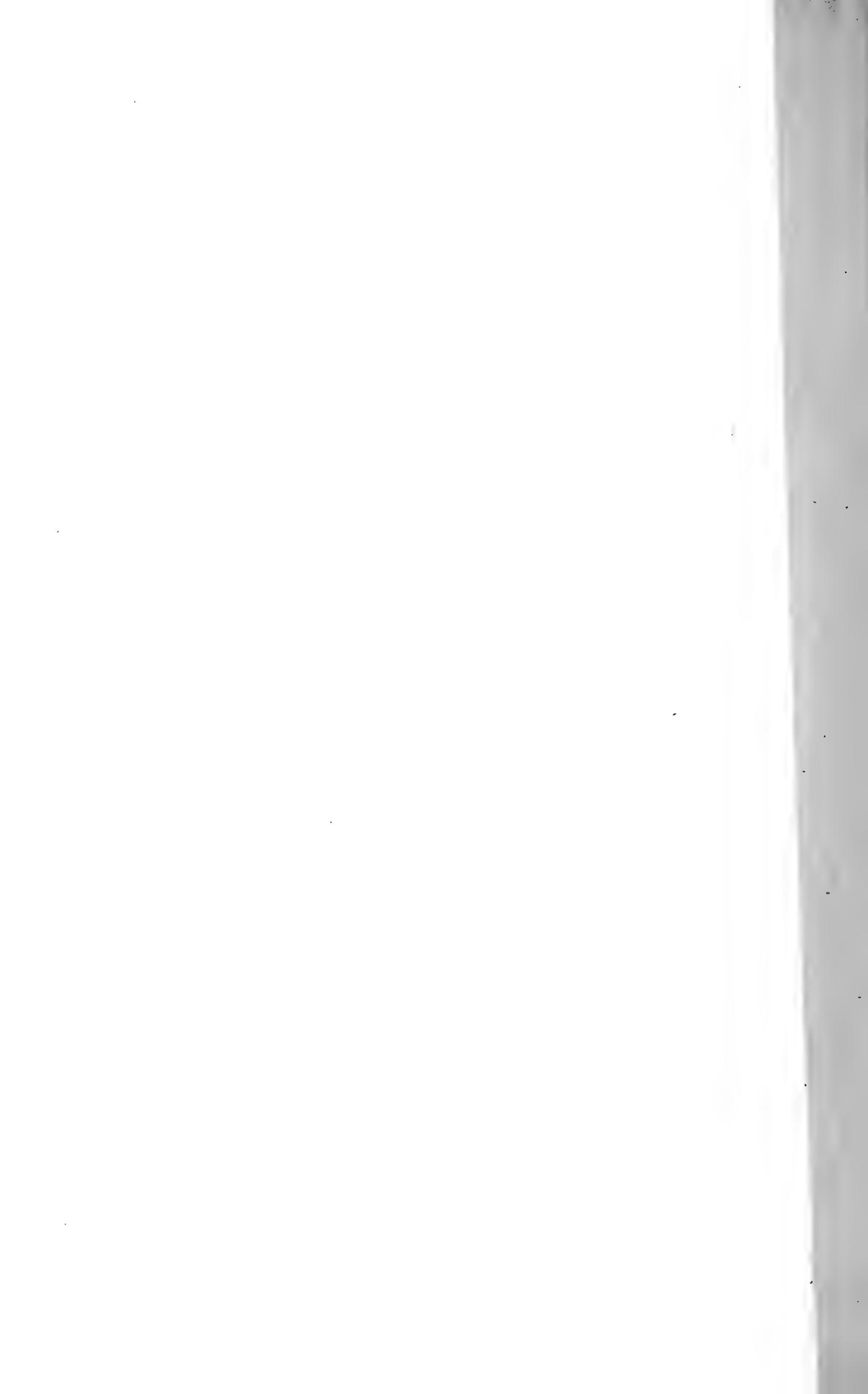






















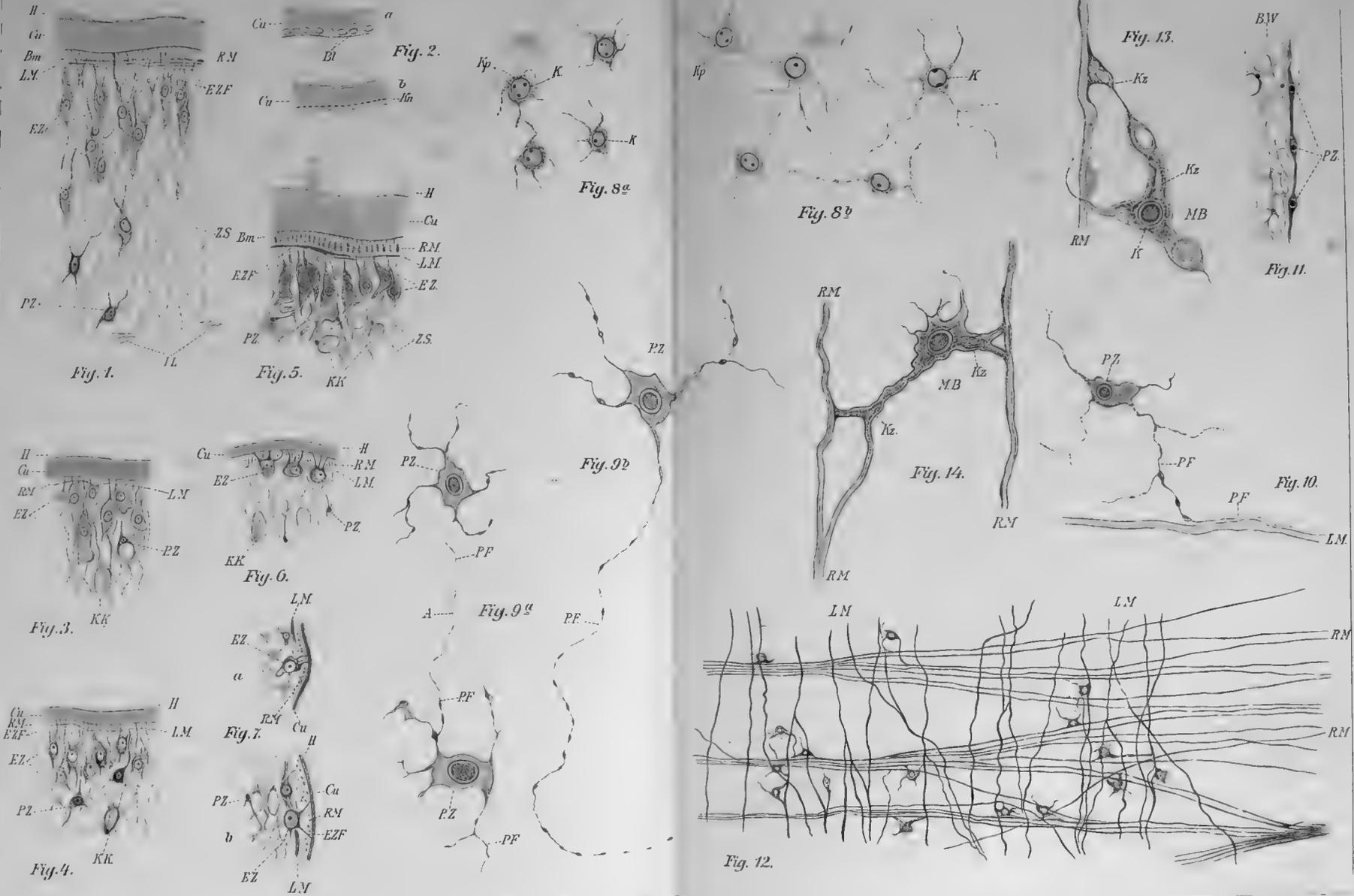










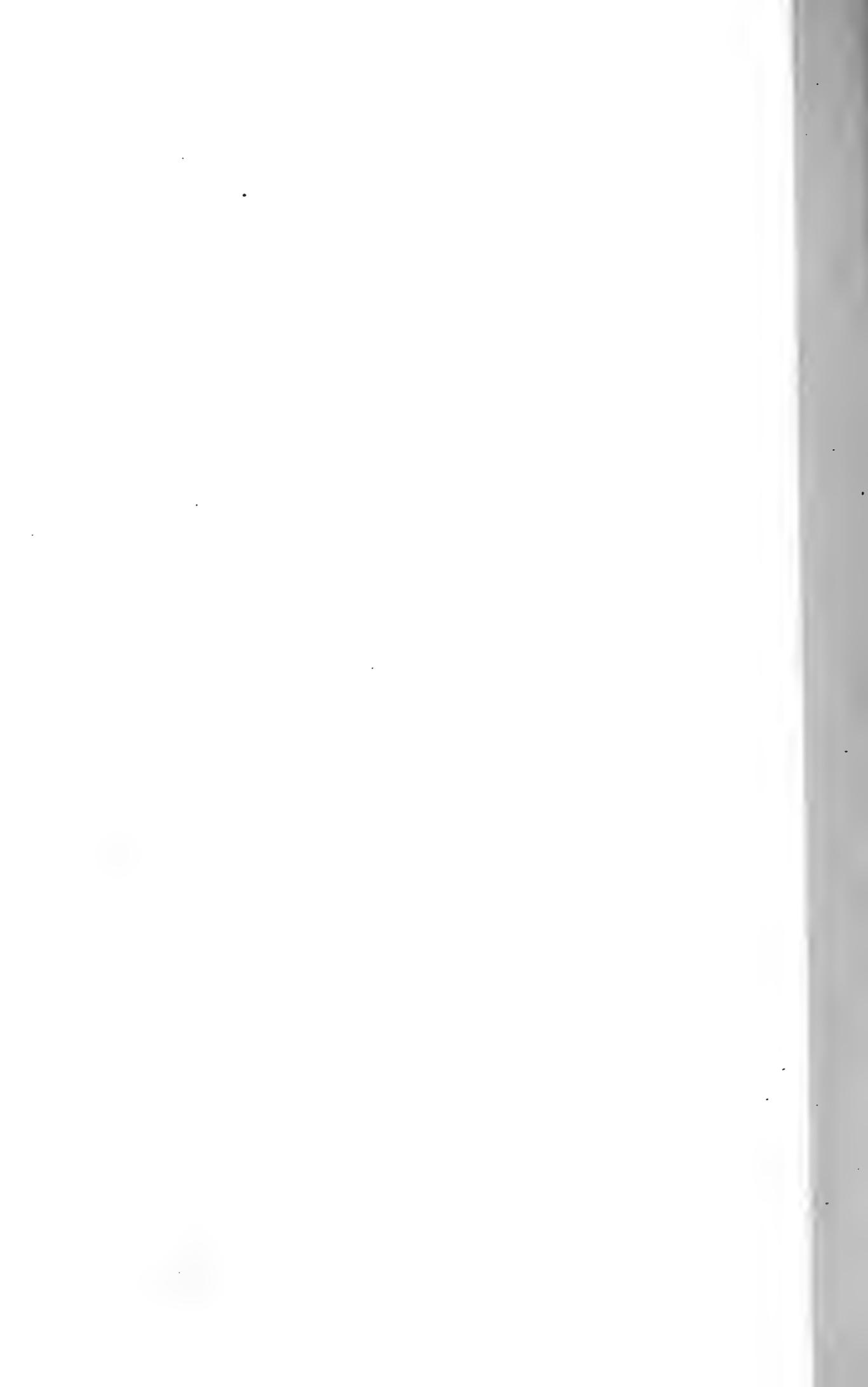








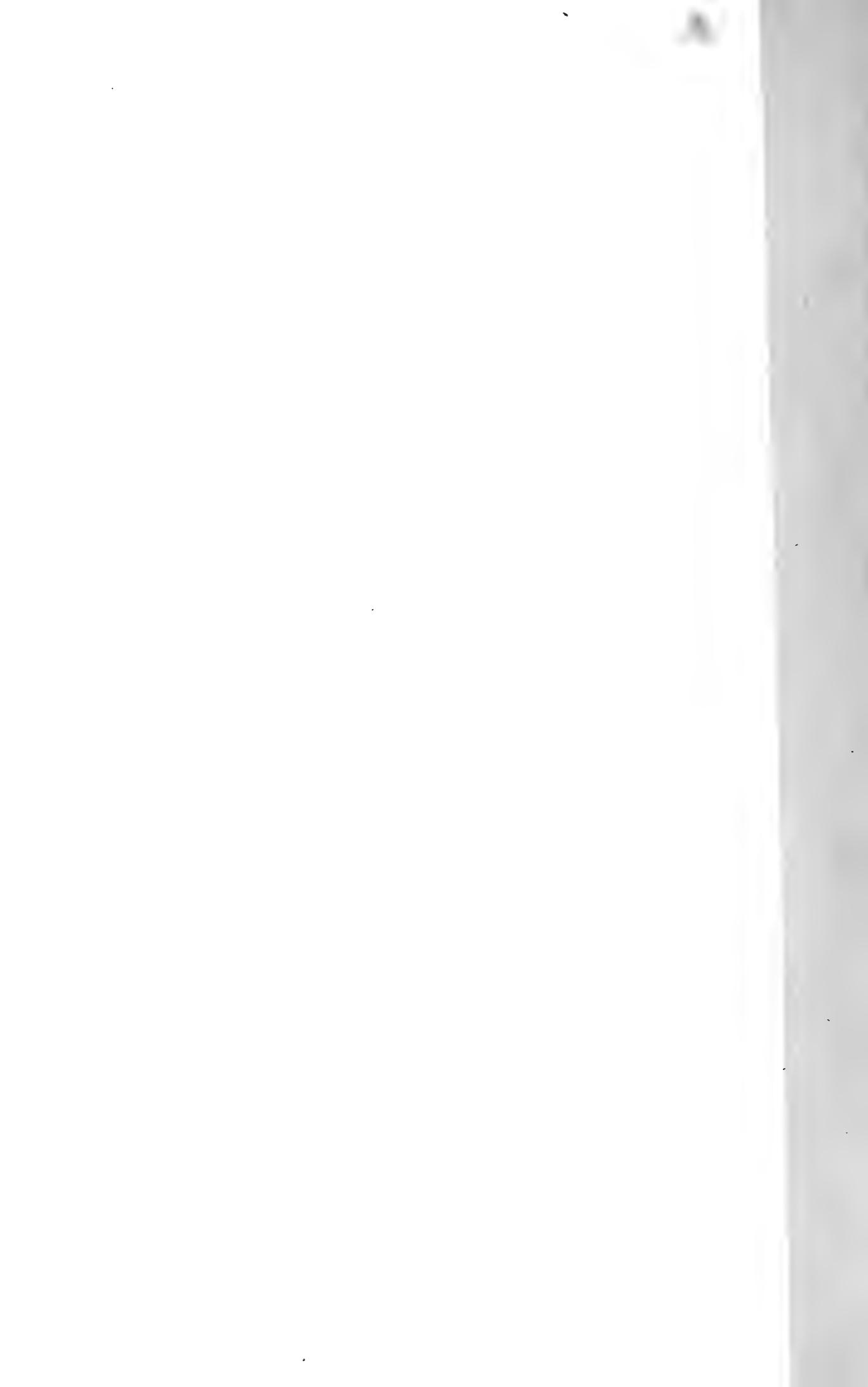






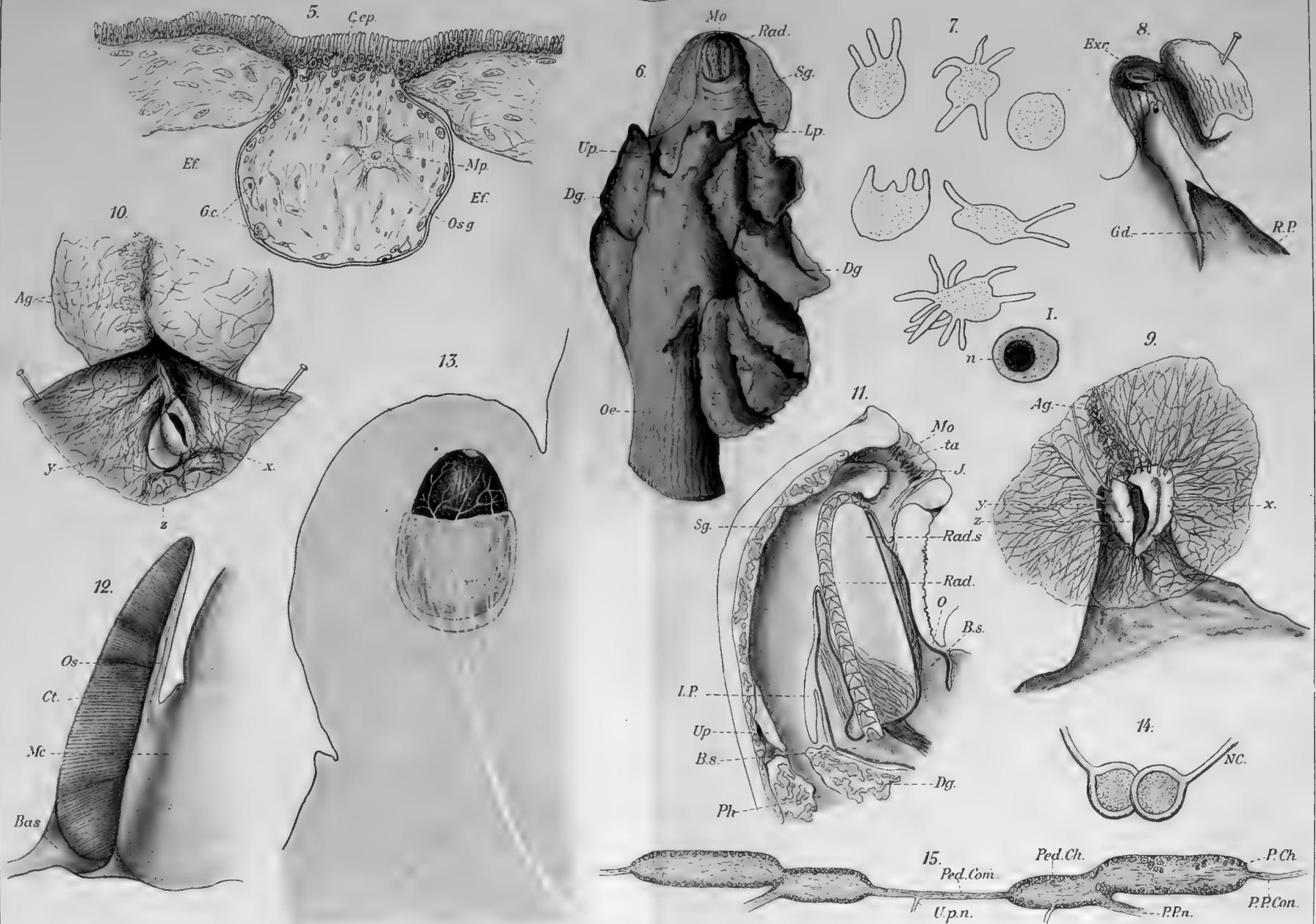
































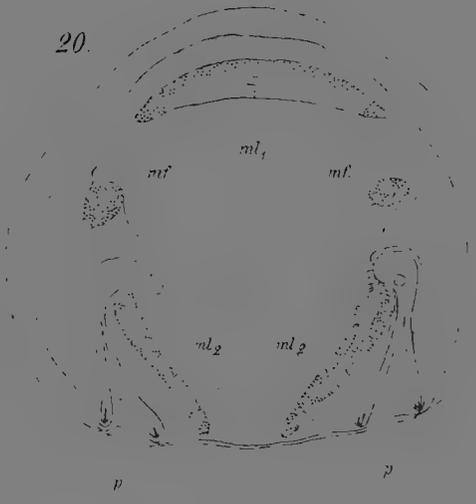
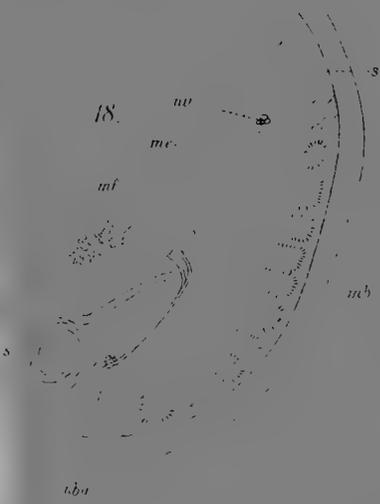
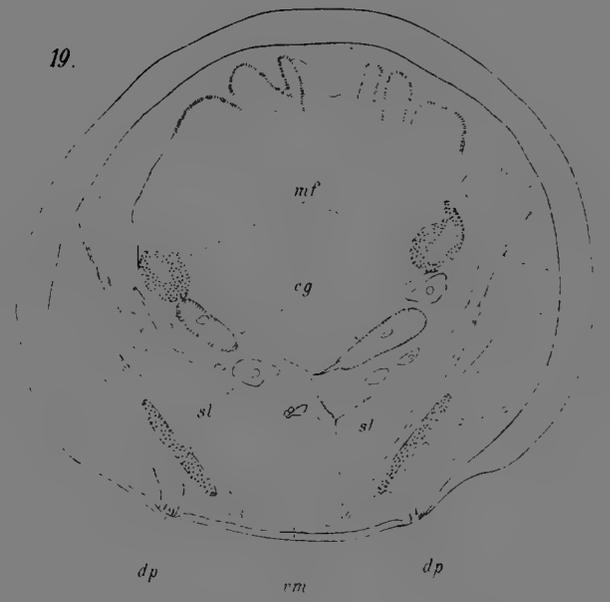
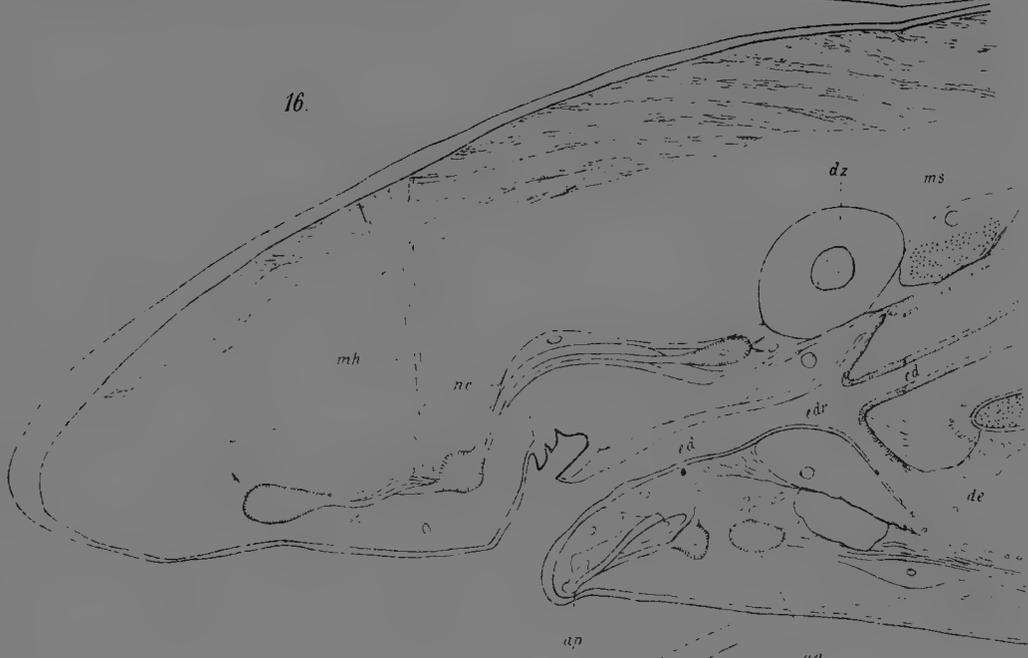
















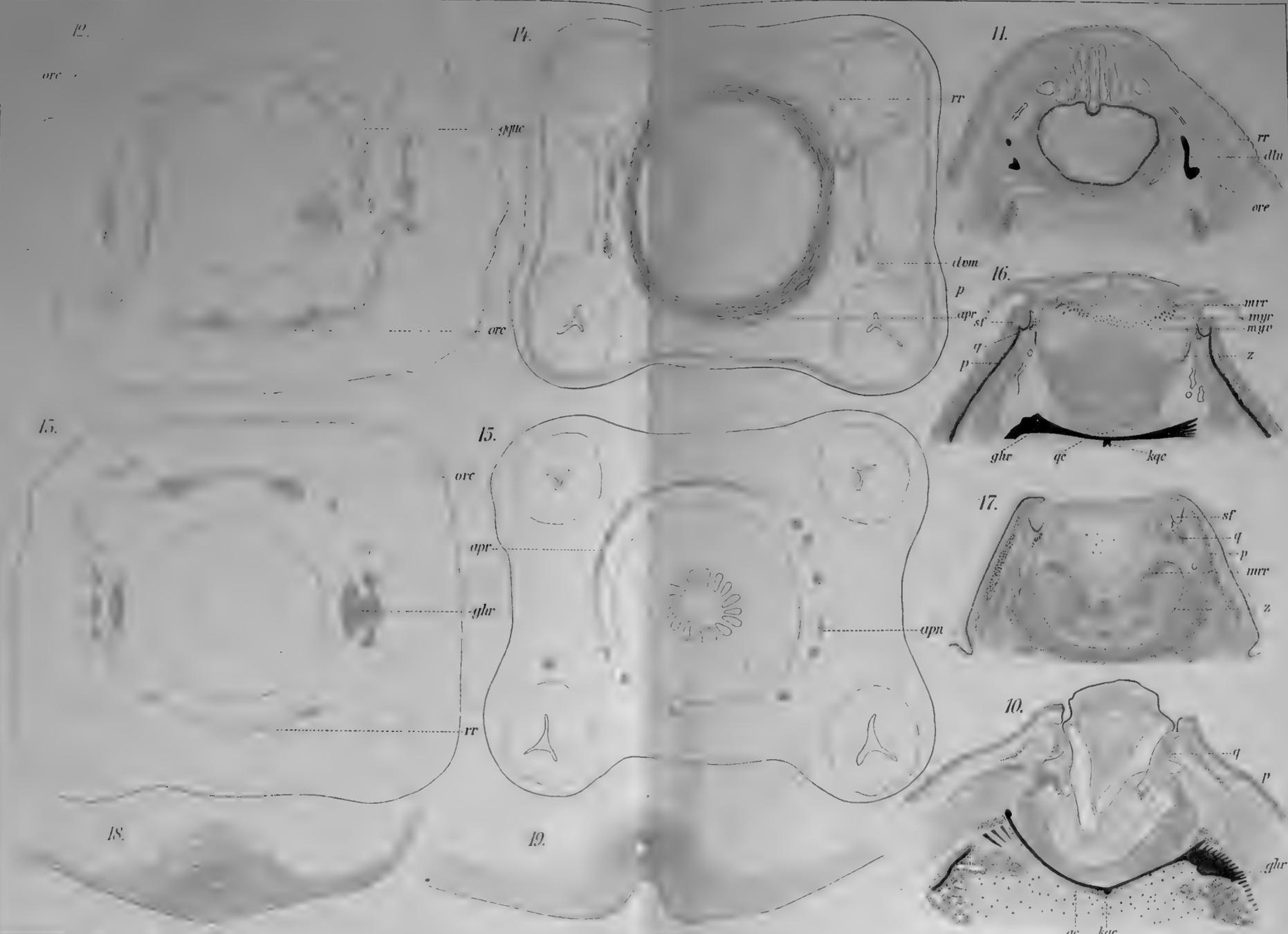


















21.

22.

25.

rarr

rlm  
urr

mqr

mqr

ilm

23.

su

ek

rap

30.

20.

26.

ut

hb

ov

sd

ds

24.

sch

e

ic

n

ae

29.

27.

ov

ds

hb

ic

n

ae

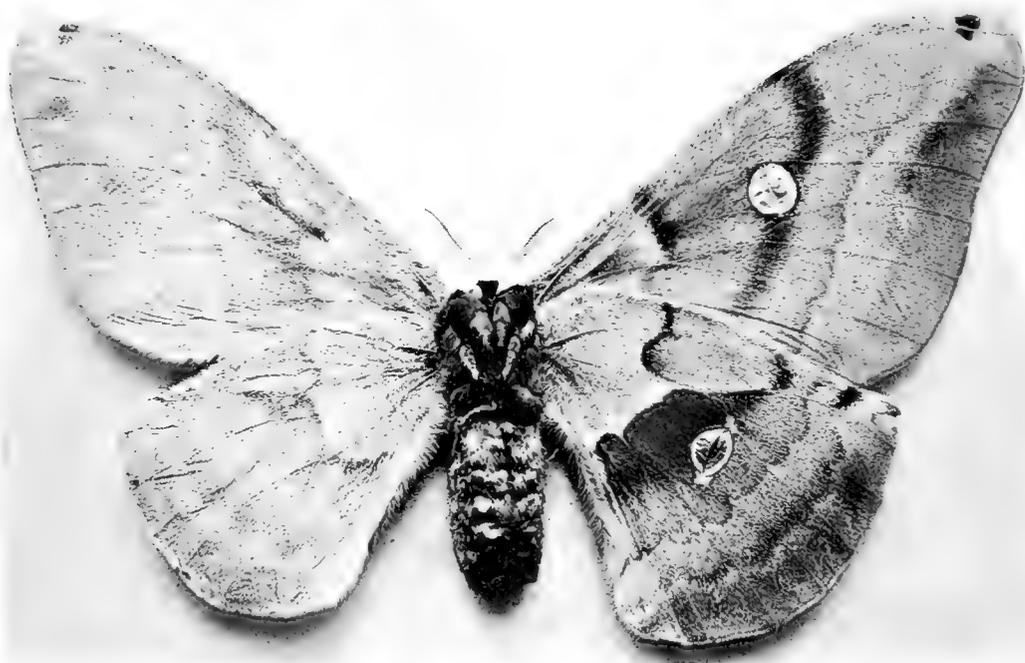
28.



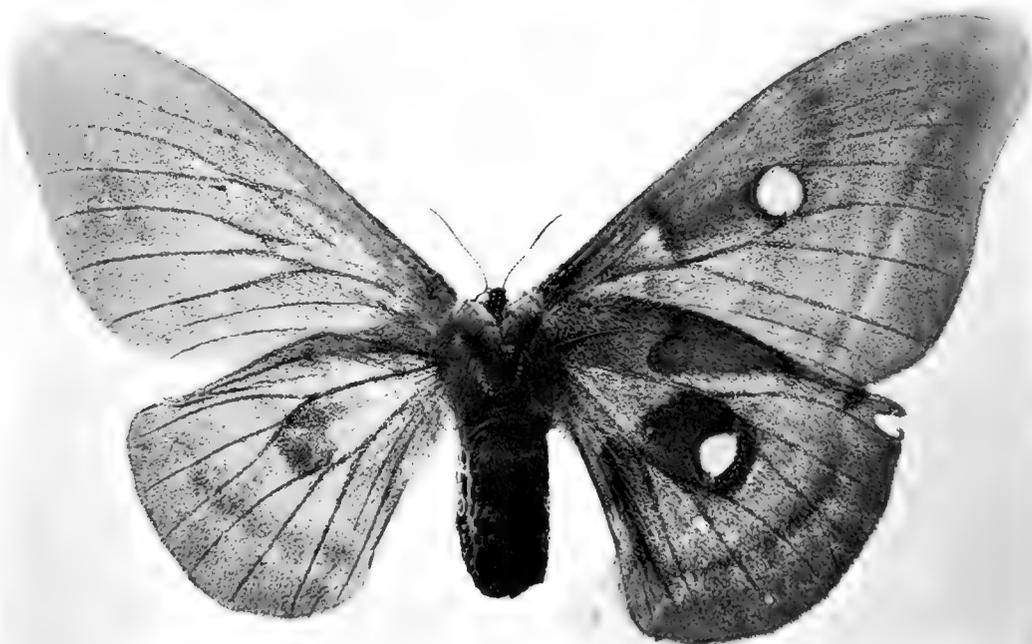
1



2



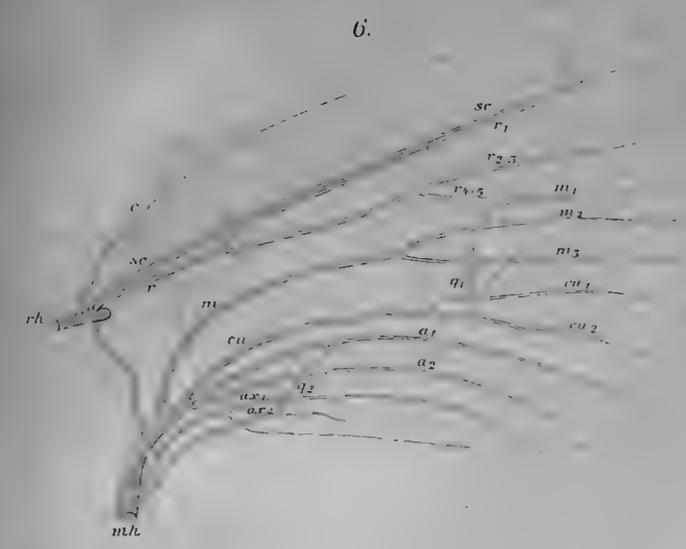
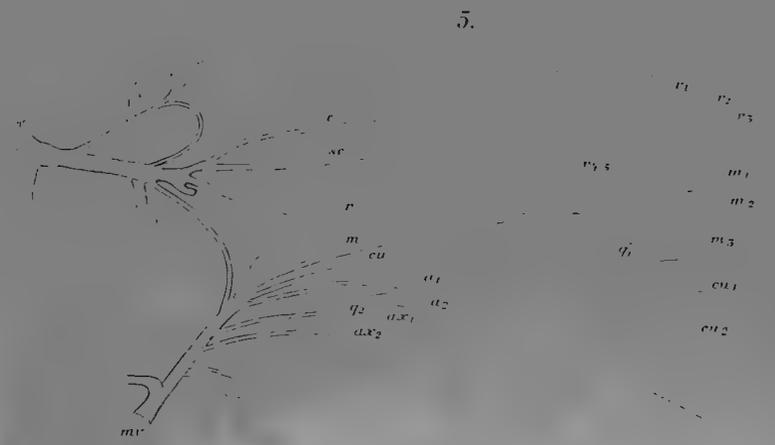
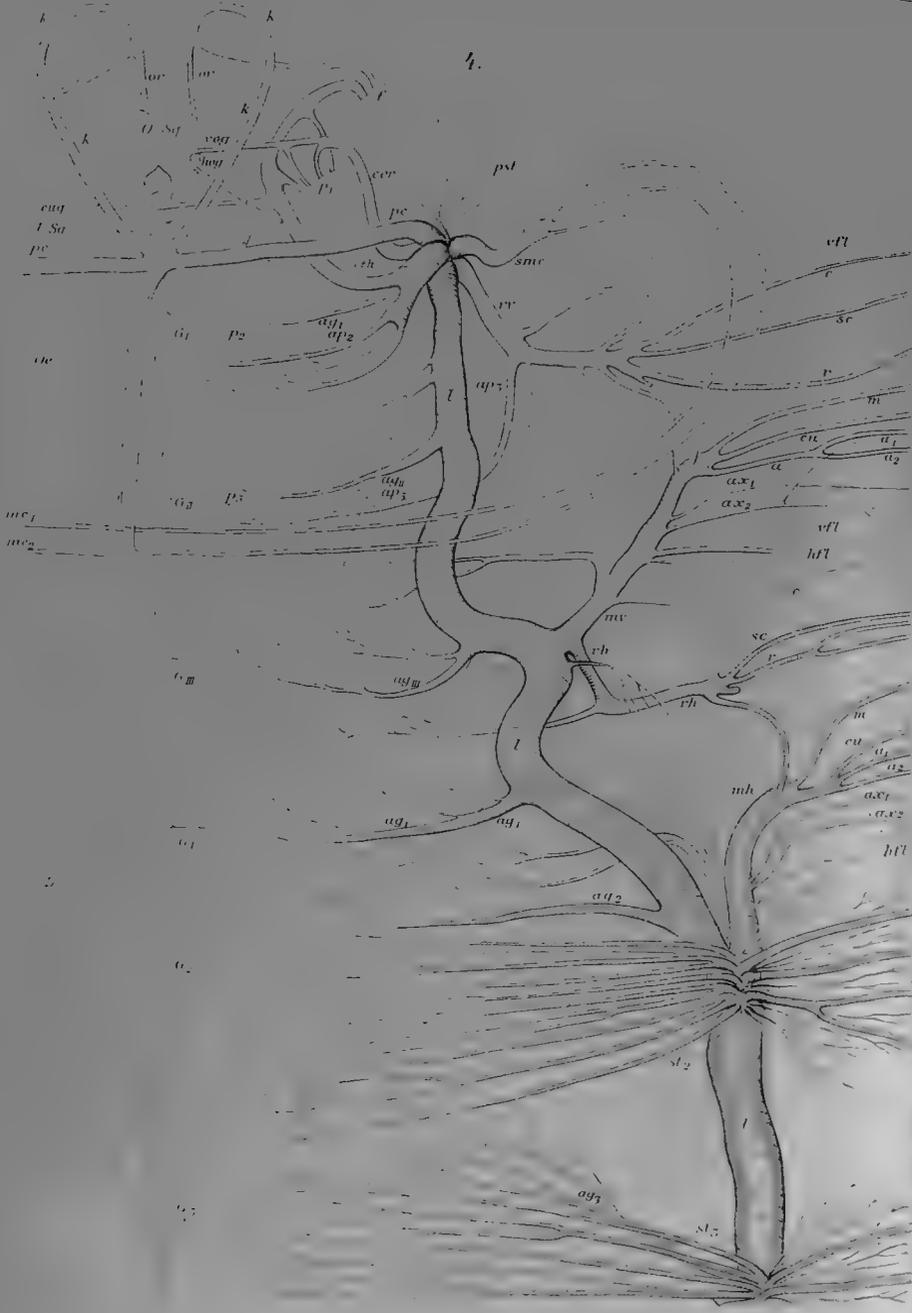
3

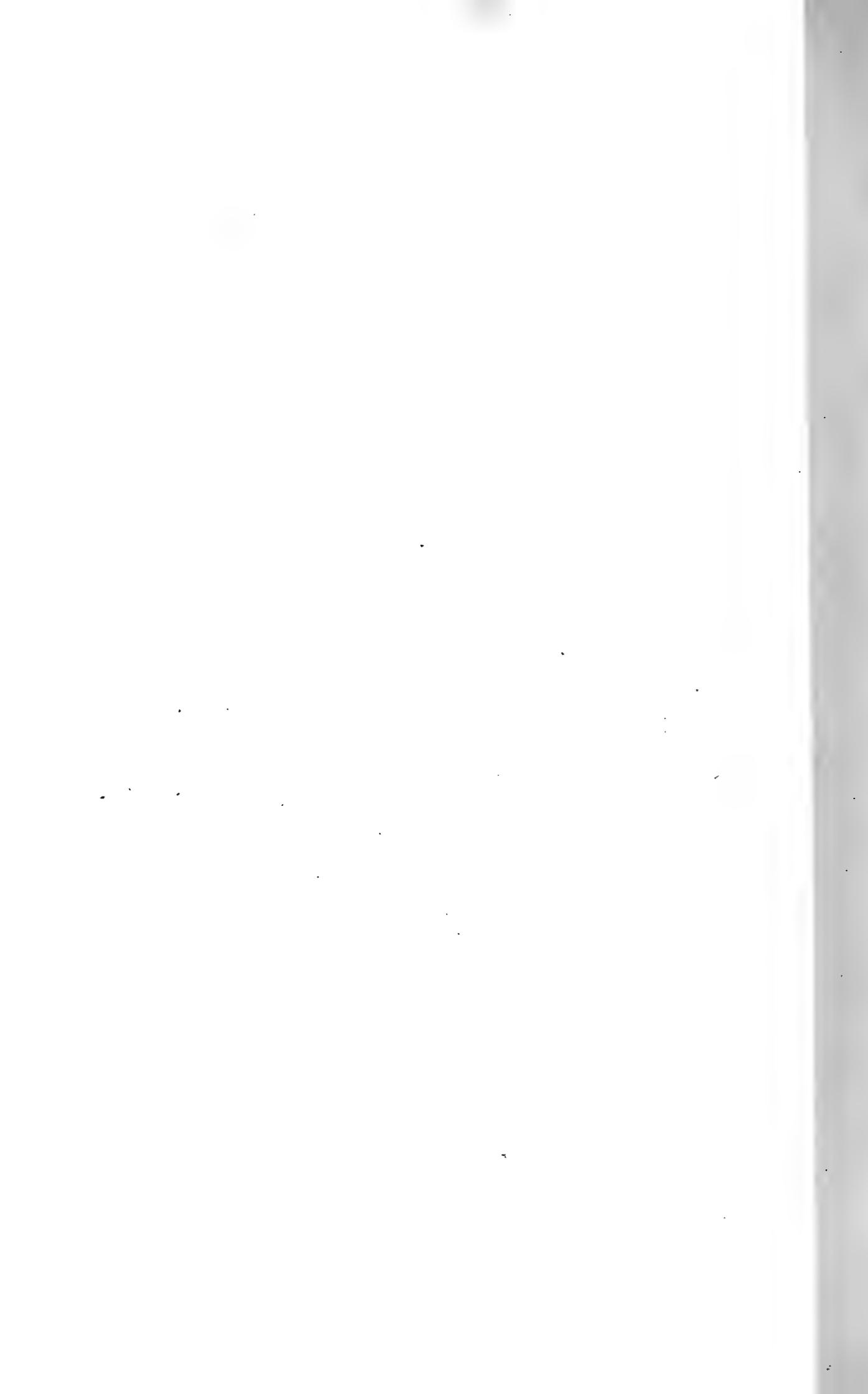






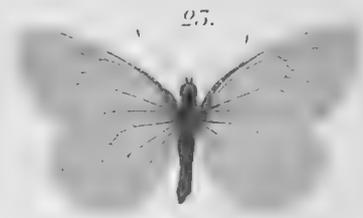
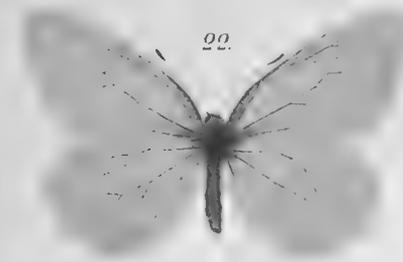
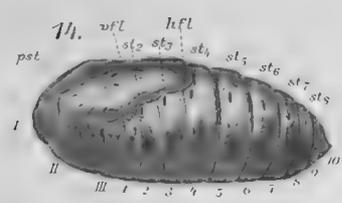
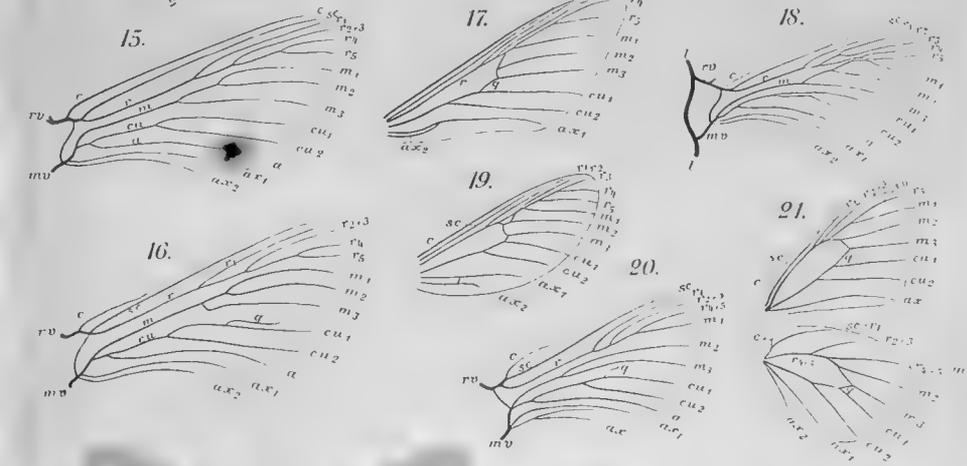
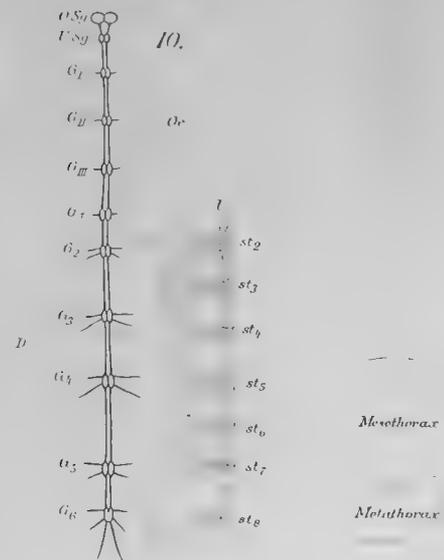
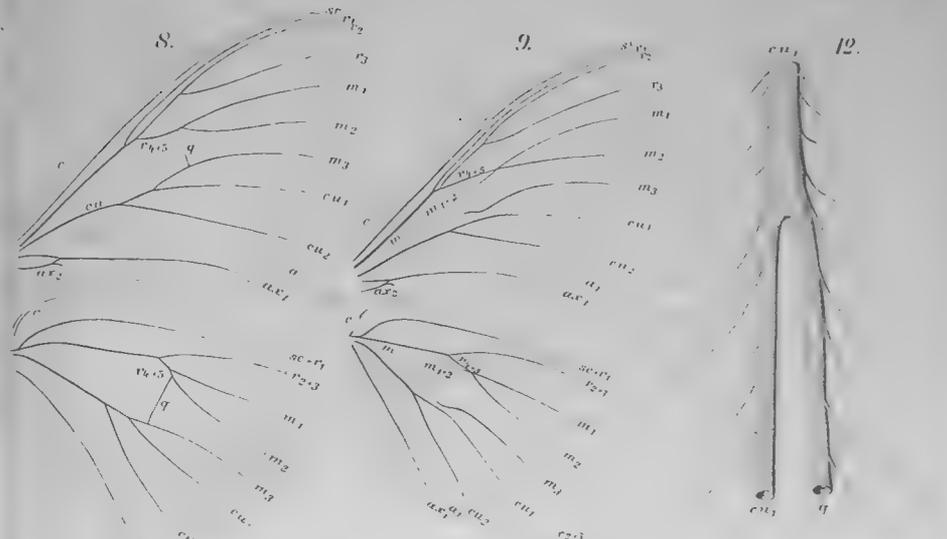
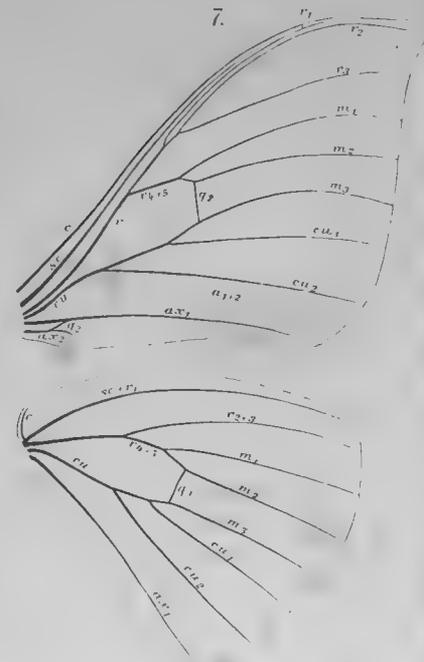
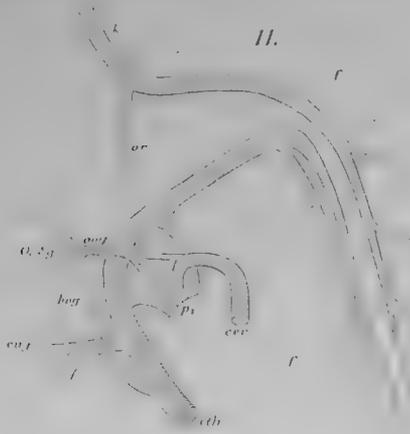








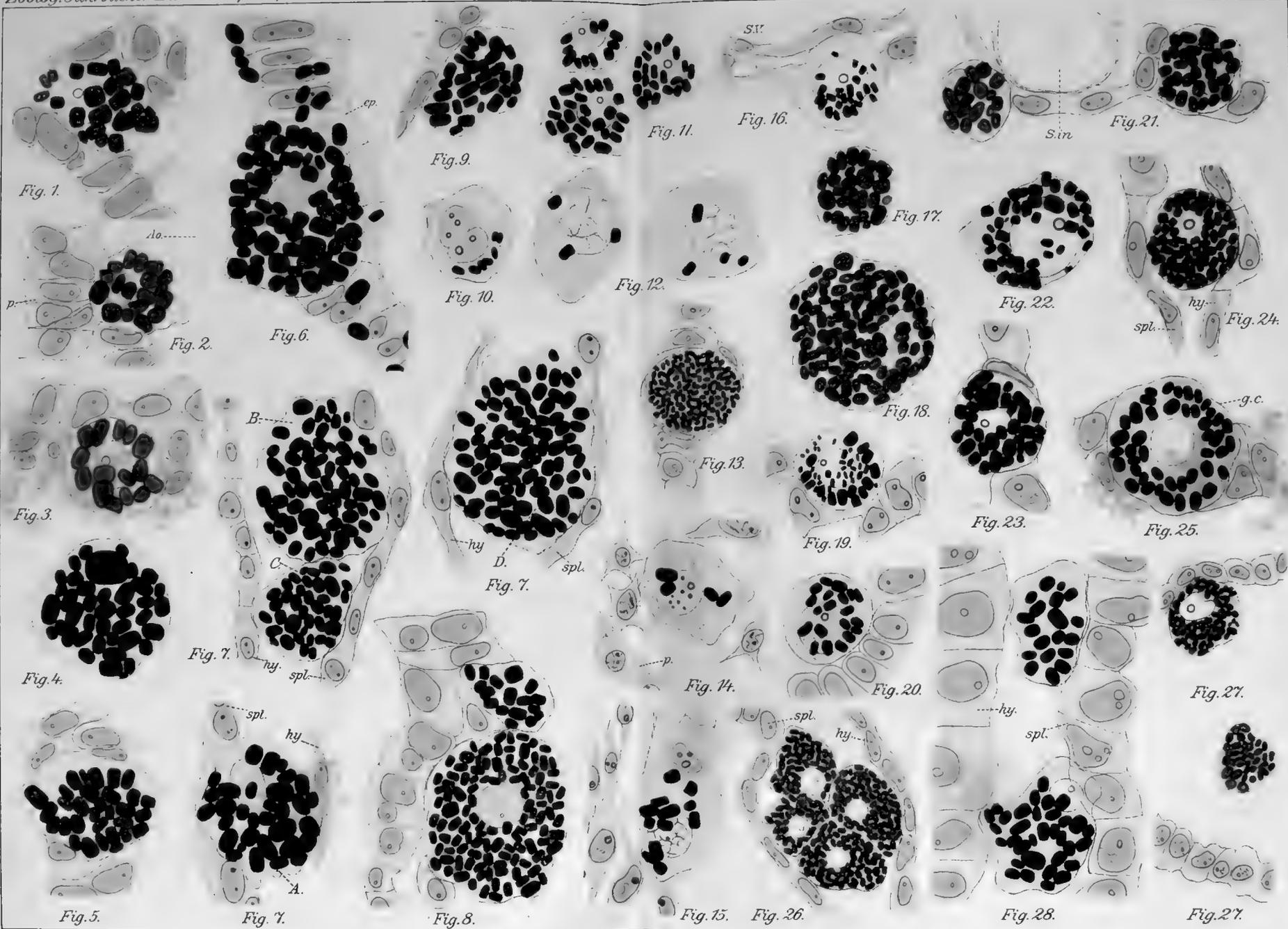


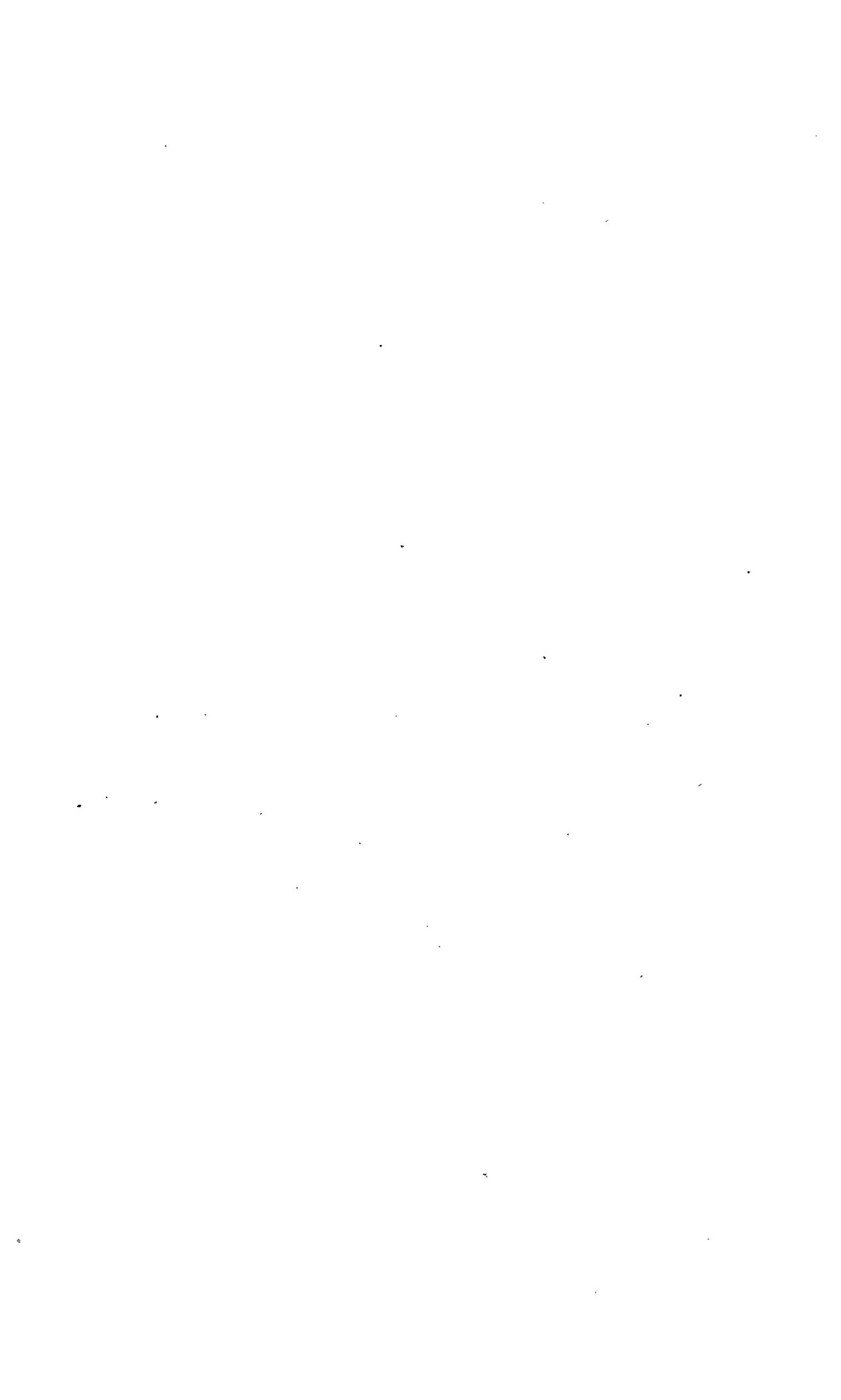






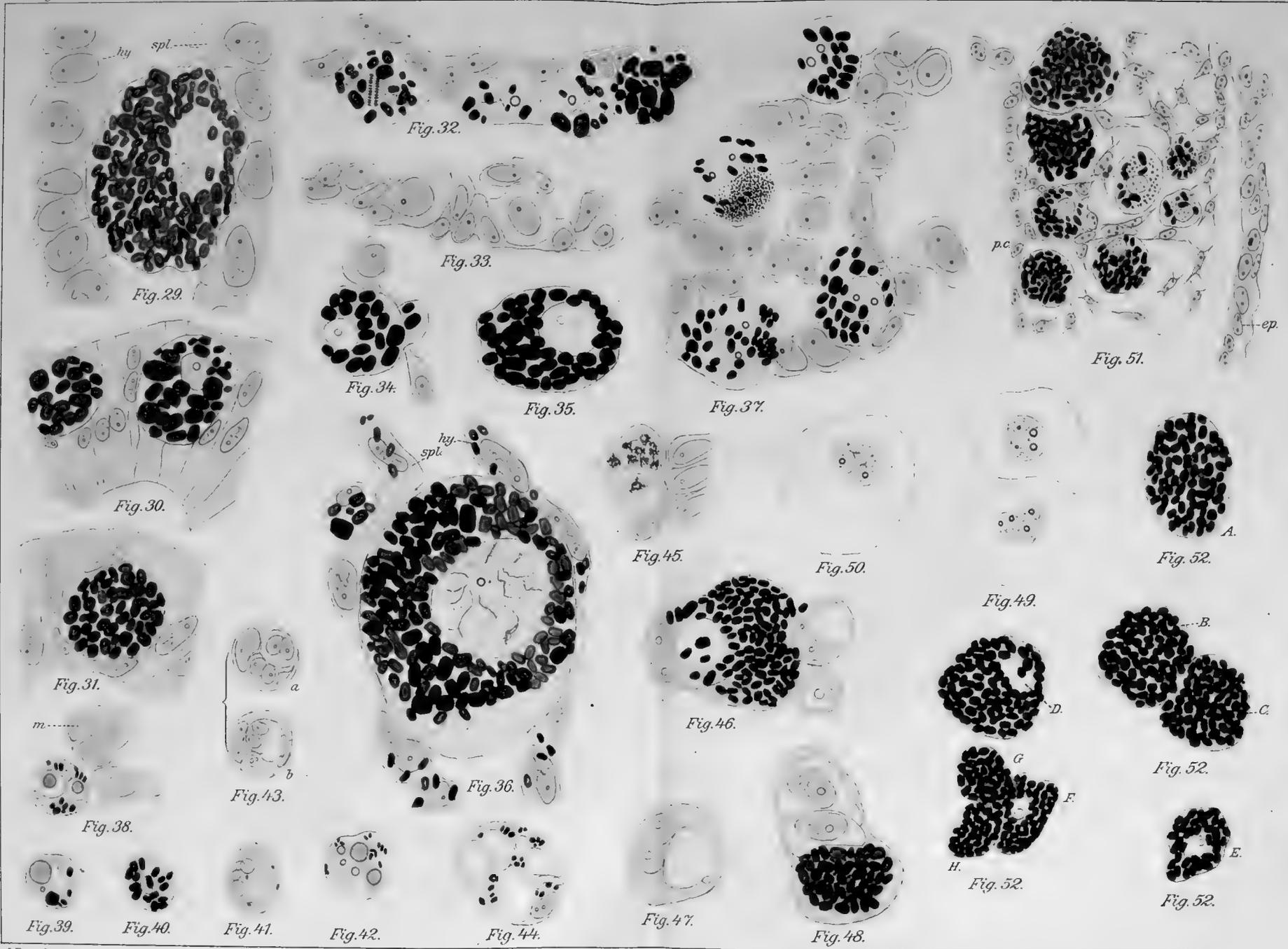


















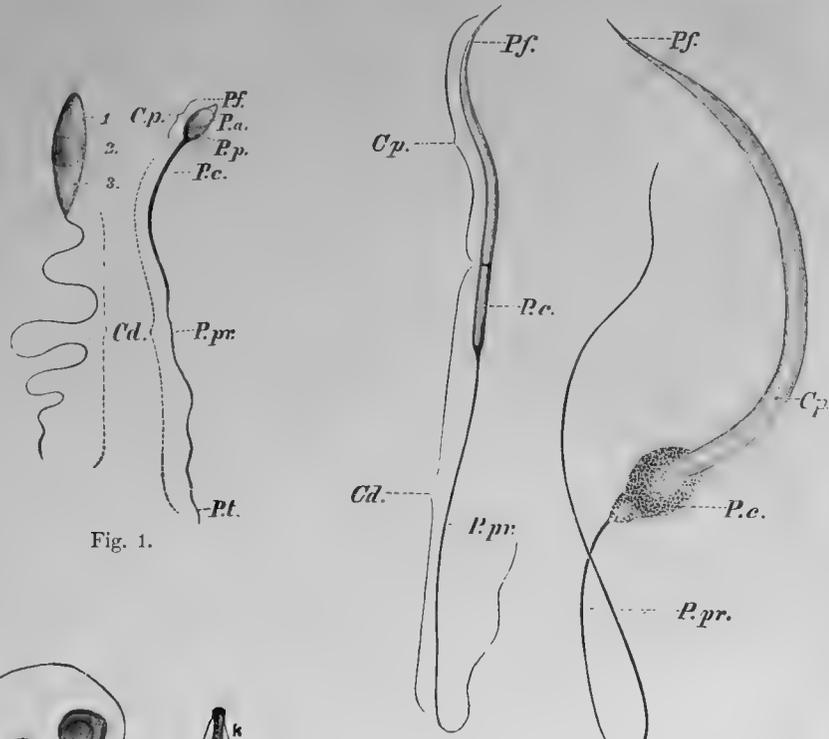


Fig. 1.

Fig. 2.

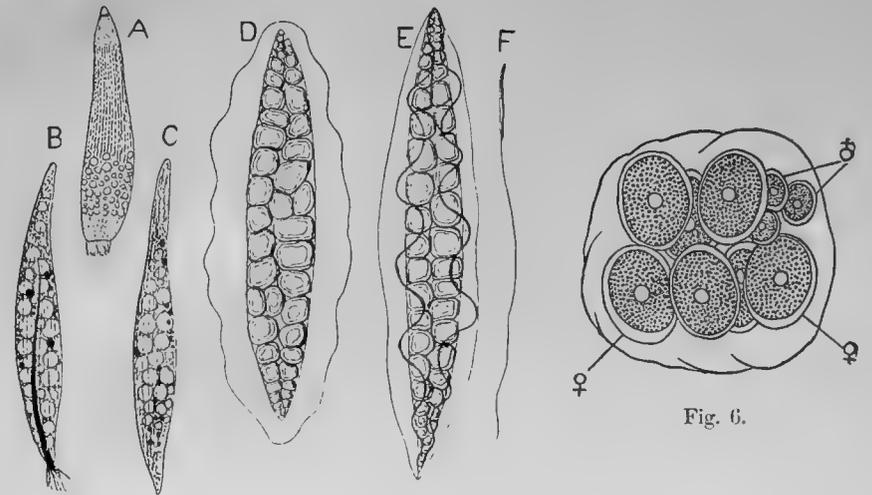


Fig. 5.

Fig. 6.

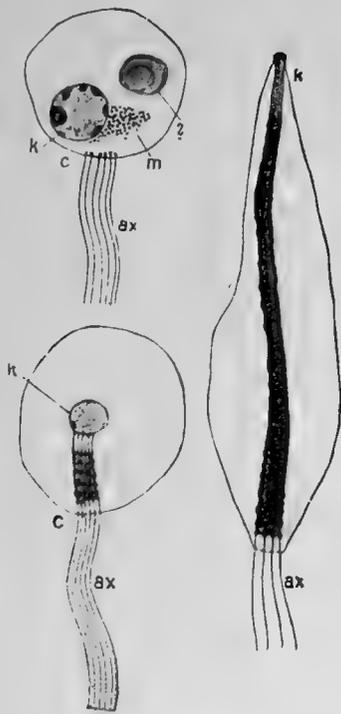


Fig. 3.

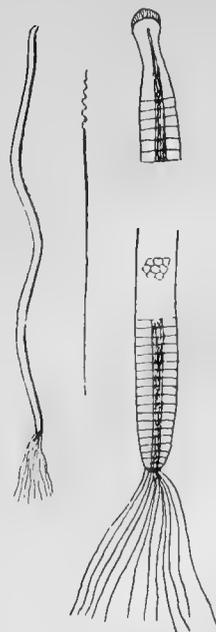


Fig. 4.

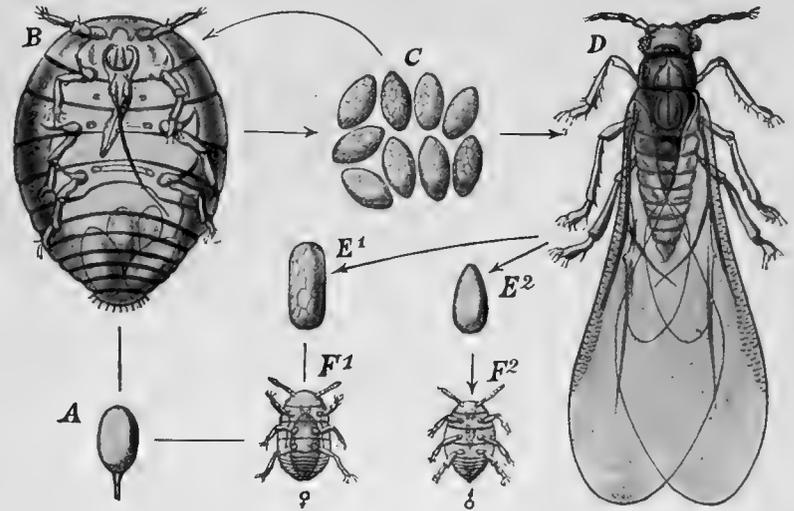


Fig. 7.







MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04623

1603

